

N° D'ORDRE :
2553
SÉRIE A, n° 1687

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre MOLLARET

Licencié ès sciences
Médecin des Hôpitaux de Paris
Professeur agrégé à la Faculté de Médecine
Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'INTERPRÉTATION DU FONCTION-
NEMENT DU SYSTÈME NERVEUX PAR LA NOTION DE SUBOR-
DINATION ; SUBORDINATION ET POSTURE.

2^e THÈSE. — PROGRÈS RÉCENTS RÉALISÉS DANS L'HISTOPHYSIO-
LOGIE DU TISSU NERVEUX.

Soutenues le 23 décembre 1936 devant la Commission d'examen

MM. LAPICQUE	<i>Président.</i>
LAUGIER	} <i>Examineurs.</i>
ROBERT-LÉVY	

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, Paris (vi^e)

1936

N° D'ORDRE :
2553
SÉRIE A, n° 1687

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre MOLLARET

Licencié ès sciences
Médecin des Hôpitaux de Paris
Professeur agrégé à la Faculté de Médecine
Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'INTERPRÉTATION DU FONCTIONNEMENT DU SYSTÈME NERVEUX PAR LA NOTION DE SUBORDINATION ; SUBORDINATION ET POSTURE.

2^e THÈSE. — PROGRÈS RÉCENTS RÉALISÉS DANS L'HISTOPHYSIOLOGIE DU TISSU NERVEUX.

Soutenues le décembre 1936 devant la Commission d'examen

MM. LAPICQUE *Président.*
LAUGIER } *Examineurs.*
ROBERT-LÉVY }

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, Paris (vi^e)
===== 1936 =====

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MAUBAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraires	H. LEBESGUE.	GOURSAT.	DANGEARD.
	A. FERNBACH.	GUILLET.	JANET
	A. LEDUC.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
	Émile PICARD.	FREUNDLER.	MARCHIS.
	Rémy PERRIER.	AUGER.	VESSIOT.
	Léon BRILLOUIN.	BLAISE.	PORTIER.

PROFESSEURS

G. BERTRAND.....	† Chimie biologique.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
M. CAULLERY.....	† Zoologie (Évolution des êtres organisés).	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
G. URBAIN.....	† Chimie générale.	ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
Émile BOREL.....	† Calcul des probabilités et Physique mathématique.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Jean PERRIN.....	† Chimie physique.	Henri VILLAT.....	† Mécanique des fluides et applications.
H. ABRAHAM.....	† Physique.	Ch. JACOB.....	† Géologie.
E. CARTAN.....	† Géométrie supérieure.	P. PASCAL.....	† Chimie minérale.
M. MOLLIARD.....	† Physiologie végétale.	M. FRÉCHET.....	† Calcul différentiel et Calcul intégral.
L. LAPICQUE.....	† Physiologie générale.	E. ESCLANGON....	† Astronomie.
A. COTTON.....	† Recherches physiques.	M ^{me} RAMART-LUCAS	† Chimie organique.
J. DRACH.....	† Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	H. BEGHIN.....	† Mécanique physique et expérimentale.
Charles FABRY....	† Enseignement de Physique.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
Charles PÉREZ....	† Zoologie.	PAUTHENIER.....	Physique (P. C. B.).
Léon BERTRAND ..	† Géologie structurale et géologie appliquée.	De BROGLIE.....	† Théories physiques.
E. RABAUD.....	† Biologie expérimentale.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	P. JOB.....	Chimie générale.
Paul MONTEL.....	† Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
P. WINTREBERT..	† Anatomie et histologie comparées.	PRENANT.....	Zoologie.
L. BLARINGHEM ..	† Botanique.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
O. DUBOSCQ.....	† Biologie maritime.	BOHN.....	Zoologie (P. C. B.).
G. JULIA.....	† Mécanique analytique et Mécanique céleste.	COMBES.....	Botanique (P. C. B.).
C. MAUGUIN.....	† Minéralogie.	GARNIER.....	† Mathématiques générales.
A. MICHEL-LÉVY.	† Pétrographie.	PÈRES.....	Mécan. théor. des fluides
H. BENARD.....	† Mécanique expérimentale des fluides.	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. B.).
A. DENJOY.....	† Application de l'analyse à la Géométrie.	LAUGIER.....	Physiologie générale.
L. LUTAUD.....	† Géographie physique et géologie dynamique.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
Engène BLOCH....	† Physique théorique et physique céleste.	M. CURIE.....	Physique (P. C. B.).
G. BRUHAT.....	Physique.	G. RIBAUD.....	† Hautes températures.
E. DARMOIS.....	Enseignement de Physique.	CHAZY.....	† Mécanique rationnelle.
A. DEBIERNE.....	† Physique Générale et Radioactivité.	GAULT.....	Chimie (P. C. B.).
A. DUFOUR.....	† Physique. (P. C. B.).	CROZE.....	Recherches physiques.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	DUPONT.....	† Théories chimiques.
A. GUILLIERMOND.	† Botanique.	LANQUINE.....	Géologie.
		VALIRON.....	Mathématiques générales.
		BARRABÉ.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
		MILLOT.....	Zoologie (P. C. B.).
		F. PERRIN.....	Théories physiques.
		VAVON.....	Chimie organique.
		G. DARMOIS.....	Calcul des Probabilités et Physique-mathématique.

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



*Aux deux Maîtres
qui me firent neurologiste :*

LOUIS LAPICQUE, à la Sorbonne.

GEORGES GUILLAIN, à la Salpêtrière.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551401_0025

INTRODUCTION

A celui qui tente de résumer les progrès successifs grâce auxquels on commence à entrevoir une première explication du fonctionnement du système nerveux, trois noms doivent s'offrir, qui suffisent à marquer les étapes véritablement fondamentales : Ramon y Cajal, Sir Charles S. Sherrington, Louis Lapicque.

A chacun s'attache l'acquisition d'une notion essentielle, notion qui parut même quelque peu révolutionnaire à chaque époque correspondante :

A Ramon y Cajal : *Le système nerveux présente une discontinuité histologique.*

A Sir Charles S. Sherrington : *Dans cette discontinuité, la transmission de l'influx nerveux comporte un choix à chaque synapse.*

A Louis Lapicque : *La raison de ce choix réside, non dans les données spatiales, mais dans une donnée chronologique.*

Or, comme le dit excellemment A. Rudéanu dans sa thèse : « La révolution causée dans les conceptions histologiques du système nerveux, par les recherches de Ramon y Cajal, n'a modifié en rien jusqu'au début du xx^e siècle, l'idée qu'on se faisait du fonctionnement du système nerveux. « ... les diverses parties du corps sont reliées au système nerveux encéphalo-médullaire par des nerfs qui transmettent au dit système, les excitations diverses qu'elles reçoivent et par d'autres nerfs qui leur envoient des mêmes régions de l'encéphale et de la moelle, des impulsions sous l'action desquelles elles réagissent chacune à leur manière » (1).

(1) GLEY, *Traité élémentaire de Physiologie*, 6^e édit., 1923, II, p. 845.

Du sommet d'une pyramide représentée par l'écorce cérébrale, partaient un grand nombre de fibres qui, en traversant les différents centres, se ramifiaient de plus en plus pour aboutir en fin de compte à un muscle ou à un organe donné. Mais on ne comprenait pas très bien pourquoi, dans un mouvement déterminé, tel muscle plutôt que tel autre se contractait ; à vrai dire on se contentait de vouloir suivre l'influx, à partir des centres, à travers un enchevêtrement des voies jusqu'à l'organe commandé. Le corps de la cellule était l'organe fonctionnel ; il recevait l'excitation venue de l'extérieur et la réfléchissait vers les voies centrifuges. Le réflexe, unité physiologique élémentaire, était une sorte de lieu géométrique des points de terminaison des voies cellulipètes et cellulifuges ; on se bornait à représenter ce réflexe par de séduisants schémas, où des flèches indiquaient le trajet de l'influx, en y ajoutant, suivant les besoins, un nombre plus ou moins grand de cellules nerveuses entre le neurone sensitif et le neurone moteur.

Les centres étaient des laboratoires mystérieux où s'élaborait l'influx nerveux qui était ensuite dirigé, on ne sait comment, vers la périphérie. Et à cette périphérie même, l'énergie nerveuse était transformée en contraction musculaire grâce à une toute petite formation douée de propriétés merveilleuses : la plaque motrice de Rouget ».

Que de miracles en cascade dans cette conception du fonctionnement du système nerveux, dont on se contentait à l'aurore du *xx^e* siècle ! Elle n'avait pratiquement pas été modifiée par la théorie neuronale, car, comme le dit L. Lapicque : « Il (le neurone) n'apprenait rien à ceux qui se contentaient de redessiner avec deux ou trois neurones linéaires mis bout à bout, les hypothétiques trajets nerveux dessinés antérieurement avec deux ou trois cellules unies par des fibres ; au fond, c'était rétablir la continuité en marquant seulement quelques places de soudure ».

Le premier pas vers la clarté fut marqué par Sir Charles S. Sherrington montrant que la discontinuité histologique du système nerveux impliquait, pour l'influx, un véritable choix à faire, à chaque articulation interneuronale, à chaque synapse. Un tel choix supposait un mécanisme d'une complexité extrême, puisque l'acte le plus élémentaire en apparence, le plus purement réflexe, comportait en réalité la mise en jeu contradictoire d'un nombre considérable de muscles. Faut-il rappeler l'exemple fameux de Sherrington d'un des

plus simples des réflexes, du *stretch reflex* chez le chat, qui exige d'une part la contraction des muscles suivants :

ilio-psoas, pectineus, sartorius, tensor fasciæ femoris, rectus femoris, gluteus minor, gracilis, semitendinosus, biceps femoris posterior, tenuissimus, tibialis anticus, peroneus longus, extensor longus digitorum ;

d'autre part, le relâchement des muscles suivants : *vastus lateralis, vastus medialis, crureus, gastrocnemius, soleus, semimembranosus, biceps femoris anticus, flexor longus digitorum, quadratus femoris, adductor minor, adductor magnus, rectus femoris*.

Mais comment comprendre, dans le domaine spatial, une telle dispersion aussi parfaitement coordonnée ?

C'est à ceci que vont répondre les travaux de L. Lapicque, faisant intervenir essentiellement (et définitivement) cette autre dimension : le temps.

Grâce à eux, va surgir une caractéristique de l'excitabilité, la chronaxie, et, grâce à celle-ci, va naître la première interprétation rationnelle du fonctionnement du système nerveux.

Notre intention, dans cet ouvrage, est d'esquisser le point actuel du problème d'une pareille connaissance, en groupant d'une manière aussi simple que possible les acquisitions les plus significatives et en y intégrant quelques modestes travaux personnels.

Notre exposé comportera, comme première partie, le rappel des bases même de la notion de chronaxie. Nous serons très brefs sur cet historique maintenant classique, jalonné par l'erreur initiale, si lourde de conséquences, de Du Bois-Reymond, puis par les quelques travaux rectificatifs, tels ceux de Fick, d'Engelmann, de Hoorweg et de Georges Weiss, aboutissant enfin à la définition et à la mesure pratique de la constante de L. Lapicque. Celle-ci va permettre, de 1907 à 1923, l'acquisition d'une série de lois de physiologie générale chez l'animal d'abord, puis, grâce à la remarquable mise au point de la technique de mesure percutanée de G. Bourguignon, chez l'homme normal comme chez l'homme malade. Mais, jusqu'à 1923, la préoccupation était d'obtenir des valeurs fixes de chronaxie et des rapports immuables, si bien que l'on ne saisissait encore qu'un aspect statique, en quelque sorte figé, du système nerveux. On n'avait pas encore pénétré dans la complexité réellement essentielle du système nerveux, dans son activité vivante, et il manquait toujours une

possibilité d'appréciation quant à la plasticité de l'excitabilité.

C'est en 1923 que va naître la notion si féconde de la chronaxie de subordination, notion dont la genèse fera l'objet de la deuxième partie. Cette année fut celle où M. Lapicque publia l'expérience fondamentale qui devait aboutir à la distinction, pour un même système, d'une chronaxie de constitution, fixe, facile à obtenir, et d'une chronaxie de subordination susceptible d'infinies variations. A la vérité, la notion d'une telle plasticité avait déjà été prévue, dès 1907, par L. Lapicque dans son exposé à la Société de Biologie intitulé : *Plan d'une théorie physique du fonctionnement du système nerveux*. De même, dans la thèse de G. Bourguignon, parue également en cette année 1923, on retrouve des faits qui rentrent manifestement dans le cadre de la subordination, tels ceux concernant le réflexe plantaire normal ou pathologique et certains états de répercussivité.

Mais de la généralisation même de la notion de subordination allait naître une moisson ample et non encore achevée de notions permettant de saisir maints aspects de la vie nerveuse réelle. Nous avons tenté de les reprendre dans leur ensemble, en les groupant de manière à esquisser le bilan de notre connaissance actuelle des modalités de la subordination dans les différents étages du système nerveux. Nous ne nous limiterons pas à un cadre étroit, afin de donner parallèlement un aperçu des documents pathologiques correspondants, la neuro-physiologie n'ayant pas le droit d'ignorer la neuro-pathologie. L'importance des progrès réalisés peut se mesurer également au fait qu'une explication, dans le cadre de la chimie physique, put même être apportée dans sa thèse par A. M. Monnier ; elle permet de concevoir la subordination comme un anélectrotonus. Tel sera le domaine qui constituera la troisième partie de notre exposé. On y trouvera, en particulier, un bref rappel de trois séries de nos travaux : d'une part, ceux effectués chez l'homme, dans le cas si particulier de la maladie de Friedreich (1928), d'autre part, ceux effectués chez le singe avec A. et B. Chauchard et B. Erber, au cours de la poliomyélite expérimentale (1933-1934) ; ces dernières recherches constituent en quelque sorte la première application de la notion de subordination à l'analyse d'une agression du système nerveux par un virus neurotrope. A titre complémentaire, nous ajouterons quelques recherches chronaxiques, faites avec G. J. Stéfanopoulo, sur des macaques inoculés avec du virus amaril, recherches encore inédites mais intéressantes pour le rôle de la fièvre.

Enfin, une contribution personnelle, plus importante, croyons-nous, constituera la dernière partie de cet ouvrage, consacrée à la mise en évidence de relations entre la posture et des variations non décrites de la subordination nerveuse.

Déjà quelques confirmations de ces dernières, très récentes et dues à plusieurs auteurs, semblent acquises. Soulignons qu'il s'agissait là d'étudier un des domaines les plus difficiles à explorer de la subordination. Mais ces travaux furent singulièrement facilités par les chambres d'isolement et de silence, dont ils avaient suggéré la nécessité, et que permirent de réaliser, sous la Sorbonne, les libéralités de la *Rockefeller Foundation*.

Nous voudrions espérer qu'un tel exposé, tout provisoire et tout incomplet fut-il, sera de quelque utilité, ne serait-ce qu'en offrant une confrontation de documents épars dans maintes publications périodiques. Peut-être ces pages, sans avoir jamais l'illusion d'aborder le « pourquoi », fourniront-elles à certains l'occasion de saisir le « comment » de quelques activités nerveuses fondamentales.

PREMIÈRE PARTIE

LA NOTION DE CHRONAXIE

CHAPITRE PREMIER

GENÈSE DE LA NOTION DE CHRONAXIE

La genèse de la notion de chronaxie constitue un chapitre, maintenant classique, de l'histoire de la physiologie. Tous détails peuvent être trouvés, d'une part, dans les publications d'ensemble de L. LAPICQUE : *L'Excitabilité en fonction du temps*, un vol. Les Presses universitaires de France édit., 1926 ; Les muscles, in *Traité de Physiologie normale et pathologique*, VIII, pp. 1-156, Masson édit., 1929 ; Physiologie générale du système nerveux, in *Nouveau traité de Psychologie* de DUMAS, I, pp. 141-221, Alcan édit., 1930.

D'autre part dans les thèses de :

M. de HEREDIA-LAPICQUE. *Recherches sur l'excitabilité de divers muscles de vertébrés et invertébrés*. Thèse de Sciences, Paris, 1905.

H. LAUGIER. *Vitesse d'excitabilité et courants induits. Méthodes nouvelles en électro-diagnostic*. Thèse de Médecine, Paris, 1913.

G. BOURGUIGNON. *La chronaxie chez l'homme*. Thèse de Sciences, Paris, 1923.

Enfin dans les monographies de :

F. H. LEWY. Die Chronaxie. *Deutsch. Zeitsch. für Nervenheilkunde*, 1932, CXXIX, p. 185.

H. QUINCKE et J. STEIN. Chronaxie. *Ergebnisse der Physiologie*, 1932, XXXIV, p. 907.

Aussi ne ferons-nous que rappeler les grandes étapes, à seule fin de rendre intelligible la suite du problème au lecteur non encore familiarisé.

Soulignons, au préalable, la *nécessité d'une telle caractéristique d'excitabilité*. Celle-ci fit réellement défaut jusqu'au siècle actuel et l'on utilisait tout au plus le classique seuil galvanique d'Erb. Mais l'insuffisance de celui-ci était évidente puisque deux expérimentateurs, appliquant les mêmes techniques au même muscle et chez un même sujet, pouvaient trouver des valeurs différentes. Ainsi restait-on, en matière d'appréciation de l'excitabilité d'un appareil, comme à cette époque lointaine où l'on employait pour affirmer la fièvre, non le thermomètre, mais des effets seconds, comme l'accélération du pouls. Or, les variations du pouls par rapport à la température constituent un test non moins infidèle que les variations du seuil galvanique par rapport à l'excitabilité réelle d'un organe.

L'origine d'une telle carence est maintenant très claire : elle réside dans l'erreur initiale d'un des plus grands électrophysiologistes allemands du siècle dernier, Du Bois-Reymond (travaux de 1843 à 1848).

L'ERREUR DE DU BOIS-REYMOND

Cette erreur est liée à la disproportion chronologique des deux termes de comparaison employés par lui dans son expérience célèbre :

L'organe excité : le gastrocnémien de grenouille ;

L'appareil d'excitation : soit le courant de pile, mais raccourci seulement jusqu'à 0,003 sec., soit le chariot d'induction, qui donne bien un stimulus bref, mais de durée invariable.

L'application de ces appareils ne peut fournir qu'un seul élément réglable : l'intensité ; elle ne pouvait donner autre chose que la loi de Du Bois-Reymond (1), loi affirmant que, dans l'excitation, le seul facteur efficace est l'intensité.

L'influence du temps sur le phénomène de contraction ne pouvait apparaître, puisque le couple neuro-musculaire étudié est un de ceux qui sont sensibles aux excitations les plus brèves, alors que l'appareil d'excitation ne pouvait donner que des décharges infiniment plus longues, au minimum d'un demi-centième de seconde.

(1) « *L'excitation est fonction de la dérivée de l'intensité par rapport au temps* ». Ceci implique qu'à partir du moment où le courant a atteint son intensité pleine, son action devient nulle ; autrement dit, le temps de passage d'un courant continu n'intervient plus.

Pour le faire mieux saisir transposons ceci dans un domaine plus vulgaire. Mettons sur une balance à peine sensible au gramme, deux quantités, différentes à l'évidence, d'un alcaloïde, soit un milligramme et un décigramme (strychnine par exemple), puis injectons-les à deux petits animaux identiques ; l'un mourra alors que l'autre ne présentera que des contractures. Etant donné que la balance n'aura marqué aucune différence, dirons-nous que l'effet de la strychnine ne peut être lié à la dose ? L'erreur apparaîtrait grossière à chacun. Or, elle fut, toutes proportions gardées, celle de Du Bois-Reymond.

Pour modifier semblable conclusion sur le gastrocnémien de grenouille, il faudra attendre des appareils d'excitation sensiblement plus brefs ou plus maniables que ceux de cette époque. Mais avant de tels progrès instrumentaux, un doute pouvait naître, et il naquit, de recherches comparables mais faites au contraire sur des tissus infiniment moins excitables.

C'est ainsi que Fick, opérant en 1863 sur le muscle adducteur des valves de l'Anodonte, c'est ainsi qu'Engelmann, excitant en 1870 l'uretère du lapin, virent que le temps de passage du courant intervenait dans l'efficacité de l'excitation.

Mais l'autorité de Du Bois-Reymond subsistait telle que la confiance en sa loi ne fut en rien affaiblie par les constatations de ces derniers auteurs. Mieux encore, les conclusions d'alors tendirent — nouvelle source de longues erreurs — à opposer, au point de vue de l'excitabilité, deux espèces différentes de muscle :

muscles striés, obéissant à la loi de Du Bois-Reymond,

muscles lisses, sensibles aux variations de durée des excitations.

Cependant, deux séries d'expériences vont permettre de soupçonner que la loi de Du Bois-Reymond est fausse même pour le muscle strié, et chacune marquera une acquisition positive précieuse.

Avant de les exposer on pourrait peut-être mentionner également les travaux, méconnus et récemment réhabilités par L. Lapicque, de Wedensky, dont la notion de *labilité* aurait pu aboutir à celle de chronaxie ; mais leur interprétation compliquerait notre exposé général.

LOI DE HOORWEG, CHEZ L'HOMME,
AVEC LES CONDENSATEURS

Les décharges de condensateurs avaient été introduites, en électro-physiologie, dès 1889, par Chauveau et d'Arsonval. Or, la propriété fondamentale d'un condensateur est que la durée très brève de l'onde décroissante de décharge varie avec la capacité du condensateur (C) et avec la résistance du circuit de décharge (R), autrement dit, qu'elle est proportionnelle au produit RC.

En 1892, le physicien Hoorweg, peut-être après Dubois (de Berne), appliqua les condensateurs à l'étude électrologique de l'homme, les excitations étant faites à travers la peau. La résistance d'un tel circuit d'excitation était évidemment impossible à mesurer. Mais, à condition de ne rien changer dans le circuit de décharge pendant une série de mesures, Hoorweg avait le droit de supposer que cette résistance restait constante. Dans ces conditions la durée de la décharge des condensateurs n'avait varié que selon la capacité de ceux-ci, autrement dit en changeant cette dernière il donnait à volonté des excitations de durée réglable.

L'influence de cette durée sur l'excitabilité neuro-musculaire va devenir alors évidente. Le seuil de contraction d'un muscle donné n'est obtenu, pour des durées de plus en plus brèves, qu'avec des voltages de plus en plus élevés. Le phénomène suit même une loi parfaitement définie et, sur un graphique, les voltages dessinent une courbe précise : une hyperbole équilatère rapportée à deux asymptotes, qui sont, d'une part, l'axe des ordonnées (voltages) et, d'autre part, une parallèle à l'axe des abscisses (capacités). Son expression algébrique est donc de la forme :

$$V = \frac{a}{C} + b.$$

Si l'on envisage la quantité d'électricité ($Q = CV$), la loi devient :

$$Q = a + bC$$

et la courbe correspondante devient une droite.

Pour l'énergie $W = 1/2 CV^2$, la courbe décroît quand la capacité

croît, puis passe par un minimum, enfin croît à nouveau; le minimum a lieu pour la capacité $C = \frac{a}{b}$.

Les deux constantes a et b ont, par ailleurs, une signification nette : a est l'ordonnée à l'origine de la droite des quantités d'électricité. b repère l'asymptote de l'hyperbole équilatère des voltages (fig. 1) (1).

Au total, le rôle du temps devient évident, mais il se limite aux durées très brèves (partie gauche de l'hyperbole). Au contraire il devient nul, peu à peu, à partir d'une certaine valeur (partie droite de l'hyperbole). Il est maintenant facile de saisir comment Du Bois-Reymond n'explorait, avec son chariot, qu'un seul point non défini de la courbe, et avec le courant de pile, que la partie sensiblement horizontale de la courbe, si bien que sa loi se réduisait à une parallèle à l'axe des durées, mettant ainsi le temps hors de cause.

Mais les conditions expérimentales de Hoorweg, laissant subsister cette inconnue qu'est la résistance réelle du circuit, ne donnaient que le sens du phénomène. Elles interdisaient tout calcul des intensités et par conséquent toute mesure comparative d'une expérience à l'autre. Aussi ne pouvait-on encore déduire aucune caractéristique de l'excitabilité d'un tissu.

LOI DE GEORGES WEISS, SUR NERFS DÉNUDÉS D'ANIMAUX, AVEC LE COURANT CONTINU

En coupant successivement, à l'aide d'une balle de carabine, un premier fil conducteur fixe, puis un deuxième fil placé à une distance variable à volonté du premier, G. Weiss put obtenir des déchar-

(1) En réalité, la notation de Hoorweg, en ce qui concerne les coefficients a et b , était l'inverse de ce que sera celle de G. Weiss, puis de L. Lapicque; par simplification nous transposons d'emblée en cette dernière.

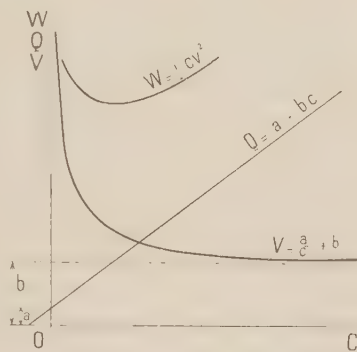


Fig. 4.

ges de courant continu pouvant atteindre des durées faciles à calculer, de l'ordre de 10^{-4} sec.

Il retrouve alors, à partir et au-dessous de 3 millièmes de seconde, que plus le temps de passage du courant est bref, plus il faut augmenter l'intensité pour exciter le nerf. Il aboutit aux mêmes lois d'excitation : hyperbole équilatère pour les voltages et droite pour les quantités.

Mais, certitude nouvelle, ces expériences étant faites directement sur les nerfs dénudés, toute erreur provenant de la peau se trouve mise hors de cause. D'autre part, les variations éventuelles de résistance du nerf sont éliminées par la mise en série de résistances considérables et sans self. Ainsi G. Weiss peut lire directement les intensités au lieu des voltages, et surtout comparer, d'une expérience à l'autre, les valeurs de temps obtenues. C'est dans ces conditions que les deux constantes a et b , ou mieux le rapport $\frac{a}{b}$, lui paraissent mériter d'être prises en considération pour tenter de caractériser l'excitabilité. Mais il semble bien que G. Weiss se soit plus préoccupé d'obtenir une loi générale d'excitabilité qu'une caractéristique propre à chaque tissu.

TRAVAUX DE L. ET M. LAPICQUE

Tout devait ne devenir fécond qu'avec les recherches systématiques de L. et M. Lapicque qui vont, en particulier, résoudre trois questions préalables fondamentales :

signification du rapport $\frac{a}{b}$ par rapport au temps ;

constance de ce rapport $\frac{a}{b}$ d'un organe chez le même sujet et, dans des conditions identiques, chez les sujets de même espèce ;

limites d'exactitude de la loi d'excitation ainsi obtenue.

Les travaux de L. et M. Lapicque vont se poursuivre parallèlement et dans le domaine de l'abstraction mathématique et dans le domaine de la réalité expérimentale. Il ne saurait être question de suivre ici, pas à pas, la marche de leur pensée ; leurs résultats s'échelonnent, à partir de 1903, dans un nombre considérable de notes à la Société de Biologie et à l'Académie des Sciences. Le lecteur en trouvera

l'essentiel (jusqu'en 1926) dans le livre de L. Lapicque: *l'Excitabilité en fonction du temps*. Enumérons simplement les notions fondamentales définitivement acquises.

A. — Tout d'abord le rapport $\frac{a}{b}$ a une signification symbolique nette : c'est un temps ; il représente en effet le quotient d'une quantité d'électricité ($Q = it$), par une intensité i .

B. — Il se trouve que b représente le seuil galvanique classique. Or, pour une intensité égale à $2b$, la durée de l'excitation devient précisément égale au rapport $\frac{a}{b}$. En effet la formule :

$$i = \frac{a}{t} + b$$

devient, pour $i = 2b$:

$$2b = \frac{a}{t} + b$$

ou

$$t = \frac{a}{b}.$$

L. Lapicque désigne de la lettre τ cette valeur particulière du rapport $\frac{a}{b}$ qui correspond à une intensité double du seuil galvanique.

Cette valeur τ peut donc recevoir une définition purement expérimentale que voici : le seuil galvanique (que L. Lapicque dénomme la *rhéobase*) étant mesuré, le temps τ (qu'il dénomme la *chronaxie*) est le temps de passage, nécessaire pour obtenir le seuil de l'excitation, d'un courant ayant une intensité double de la rhéobase.

C. — Cette définition expérimentale, purement empirique, de la chronaxie, va devenir suffisante en même temps qu'elle restera nécessaire, au moins provisoirement peut-être :

1° LA DÉFINITION EXPÉRIMENTALE DE LA CHRONAXIE VA RESTER ENCORE NÉCESSAIRE. — En effet, L. et M. Lapicque montreront que la loi des voltages (ou des intensités), comme celle des quantités, ne sont vraies

que sur une partie de leur étendue. C'est ainsi que la droite des quantités cesse d'être une droite, en dehors de sa portion moyenne ; d'une part, aux temps très longs, elle se redresse ; d'autre part, aux temps très courts, elle s'abaisse progressivement pour se raccorder à l'origine des axes.

Le rapport $\frac{a}{b}$ a bien une signification claire au point de vue théorique, mais la valeur obtenue, suivant les durées pour lesquelles on a mesuré i , n'est pas constante, et la loi qui la donne n'est que grossièrement approchée.

Ce n'est pas qu'auront manqué les essais pour définir une constante de temps obtenue mathématiquement, essais procédant des différentes théories proposées pour la nature de l'excitation. Nous ne les discuterons pas ici, car ils exigent d'une part des exposés mathématiques plus poussés et ils ne comportent actuellement encore, d'autre part, aucune sanction pratique. Qu'il s'agisse de calculs effectués à partir de la loi de Nernst, $i = \frac{k}{\sqrt{t}}$, basée sur la considé-

ration quantitative de la polarisation de membrane, qu'il s'agisse des théories admettant que la courbe d'excitation est une exponentielle (Hoorweg, 1897, Hill, 1910), qu'il s'agisse enfin des théories admettant que la courbe est une hyperbole équilatère (L. et M. Lapicque, 1903-1909), les résultats s'avèrent insuffisants, aussi bien en considérant le rapport $\frac{a}{b}$, que le temps utile (empiriquement égal à dix fois $\frac{a}{b}$) ou que le minimum d'énergie. Cepen-

dant, en 1924, L. Lapicque trouvera une formule d'interpolation très satisfaisante en partant de la considération de l'énergie dans l'hypothèse de Nernst modifiée ; elle permet de calculer un temps θ sensiblement constant, et correspondant à l'intersection de deux droites, l'une exprimant que l'énergie est constante pour les temps courts et l'autre que, pour les temps longs, l'énergie croît proportionnellement au temps. Mais cette constante mathématique θ ne saurait remplacer la chronaxie expérimentale, car :

la loi d'excitation pourra subir des modifications, tandis que la définition expérimentale de la chronaxie fut d'emblée définitive ;

le calcul de θ exige la mesure de i pour un temps très court, ce qui est un inconvénient ;

la chronaxie τ est d'ailleurs en relation avec θ , le calcul montrant que $\theta = 3,8 \tau$.

Au total, on peut obtenir une constante mathématique, mais on lui préférera la constante expérimentale qu'est la chronaxie.

2° LA DÉFINITION EXPÉRIMENTALE DE LA CHRONAXIE S'AFFIRME D'AUTRE PART PHYSIOLOGIQUEMENT SUFFISANTE. — Là encore, nous renvoyons pour le détail de la démonstration au livre de 1926. Disons seulement que L. Lapicque a prouvé, les précautions expérimentales étant respectées, que la chronaxie varie parallèlement à toutes les propriétés dépendant de l'excitabilité, et avec celles-ci seulement.

a) Ainsi la chronaxie est indépendante de la résistance du circuit et de la disposition des électrodes (à condition de respecter certaines précautions) ; elle est donc indépendante de la constitution même du circuit.

b) Inversement, la chronaxie varie avec les conditions influençant l'excitabilité, telle la température locale.

c) Enfin, elle classe les tissus dans le même ordre que leurs différentes capacités réactionnelles, mais avec infiniment plus de précision. C'est ainsi que, pour le système muscle-nerf moteur, la chronaxie varie parallèlement :

à la durée de la contraction du muscle ;

au temps perdu ;

à la durée de la phase ascendante du courant d'action (la moitié).

De même, elle est inversement proportionnelle :

au rythme du téтанos,

à la vitesse de conduction dans le nerf moteur correspondant.

La chronaxie expérimentale apparaît donc réellement comme la caractéristique de l'excitabilité d'un organe. Par ailleurs, l'obtenir pratiquement est très simple : il suffit de rechercher le seuil de la réponse étudiée avec le courant continu, puis de prendre une intensité double et, avec celle-ci, d'obtenir la durée de courant la plus courte qui redonne le seuil.

L'unité de mesure de la chronaxie est le millième de seconde, pour lequel L. Lapicque emploie le symbole σ .

Au total, tout revient à caractériser l'excitabilité d'un tissu, non en construisant la courbe d'excitation entière de celui-ci, mais en

repérant sur cette courbe un point unique, mais toujours homologue. Puisque les courbes de tous les tissus ont la même forme (courbes homothétiques), leur ensemble représente une véritable échelle, où, pour repérer un tissu, un seul point suffit à condition qu'il soit toujours défini de la même manière. C'est ce que rappelait encore L. Lapicque à Moscou, en 1935 : « c'est pourquoi on en est resté au procédé que j'ai indiqué en 1909, au moment même où j'ai proposé le mot *chronaxie* : prendre comme caractéristique chronologique d'une courbe expérimentale donnée, la durée pour laquelle cette courbe passe par une valeur double de la rhéobase. Si l'on sait qu'on est dans des conditions instrumentales telles qu'on obtiendrait la courbe normale, il est inutile de tracer celle-ci par plusieurs points ; on détermine la rhéobase, puis on cherche la durée pour laquelle on est au seuil pour une intensité double.

« Telle est la forme simplifiée sous laquelle la chronaxie s'est répandue dans les laboratoires de physiologie et les cliniques neurologiques ».

CHAPITRE II

PRATIQUE DE LA MESURE DE LA CHRONAXIE

TECHNIQUES PERSONNELLEMENT ADOPTÉES

Nous serons très brefs sur les modalités de mesure de la chronaxie, tant sont classiques maintenant les différentes techniques. Nous ne reprendrons point les précautions générales (électrodes impolarisables ; circuit sans self ; détruire les polarisations en alternant le sens du courant, etc...). Mais le simple rappel que nous allons faire nous permettra de signaler les techniques personnellement appliquées dans telle ou telle série d'expériences.

Les méthodes de mesure se divisent en deux classes, selon que le courant employé est le courant continu ou le courant de décharge des condensateurs.

A. — *TECHNIQUES EMPLOYANT LE COURANT CONTINU*

Toutes ces techniques donneront une mesure directe du temps, donc de la chronaxie.

1° Certaines techniques n'ont plus guère qu'un intérêt secondaire, telles celles employant comme rhéotome :

LES PENDULES N° 1 ET N° 2 DE KEITH LUCAS, appareils encore conservés en usage dans les pays anglo-saxons.

2° LE PENDULE DE HELMHOLTZ modifié par Gildemeister (à 6 contacts), peut atteindre le 10^{-5} sec., et il est encore employé en Allemagne par certains. Modifié par E. Blumenfeld, il a été adopté par H. Altenburger et ses collaborateurs.

3° LE RHÉOTOME BALISTIQUE DE WEISS, constitué plus simplement, en pratique, par un pistolet Flobert que par une carabine à acide carbonique, représente un instrument d'une très grande précision, mais d'un maniement malheureusement peu pratique, car très long. Par ailleurs, son emploi est absolument impossible en matière de subordination, le bruit de la détonation constituerait, comme nous le verrons, une source d'erreurs grossières. Personnellement, nous ne nous en sommes servis que dans quelques expériences anciennes, spécialement pour contrôler un appareillage.

4° LE CHRONAXIMÈTRE DE L. LAPICQUE permet d'excellentes mesures, spécialement le modèle modifié, qui peut donner avec précision des durées de passage de courant, atteignant l'ordre de 10^{-5} sec.

C'est avec cet appareil que nous avons effectué toutes les mesures qui seront rappelées plus loin, sur les singes poliomyélitiques. Nous ne l'avons pas employé pour nos autres recherches, parce que nous tenions à opérer dans un silence aussi complet que possible. A ce point de vue, les bruits produits par la chute du poids et le heurt des cames par le levier mobile, constituaient une gêne. Aussi avons-nous utilisé dans ce cas la méthode des condensateurs, où peut se produire tout au plus le bruit discret du contact de la clef.

5° L'ÉGERSIMÈTRE DE STROHL (1921), qui utilise la chute verticale d'un poids, représente un autre modèle de rhéotome, que nous n'avons pas employé personnellement.

Sur le même principe fonctionnent d'autres appareils, tels celui très précis de A. K. Noyons et C. D. Verrijp (1924), et, plus récemment, celui de J. et J. M. van der Erve (1932).

B. — TECHNIQUE EMPLOYANT LES DÉCHARGES DE CONDENSATEURS

Cette technique a pu être appliquée à la mesure de la chronaxie, comme le rappelle fort bien G. Bourguignon dans sa thèse : « L. Lapique, en effet, a fait remarquer qu'en introduisant le produit RC de la capacité C par la résistance R du circuit dans la formule, comme l'avait fait Hoorweg, on y introduit la notion de durée et on la rend ainsi homologue de la loi de Weiss.

« Si donc on connaît la résistance R du circuit, on peut se servir des condensateurs pour mesurer la chronaxie.

« La difficulté était de connaître la résistance d'un circuit dont fait partie un tissu vivant. L. Lapique a tourné élégamment la difficulté en constituant un circuit tel que sa résistance soit indépendante de celle du tissu en expérience. Il réalise un tel circuit en mettant une résistance de 10.000ω en série avec le tissu, une résistance de 3.000ω en dérivation sur ce système et une résistance de 7.000ω en série avant la bifurcation du circuit. La résistance de 3.000ω étant très petite par rapport à la somme de la résistance du tissu et de la résistance en série avec celui-ci, la portion bifurquée du circuit a sensiblement une résistance réduite égale à 3.000ω , la résistance totale du circuit est donc sensiblement de $3.000 \omega + 7.000 \omega = 10.000 \omega$ à $1/10^e$ près. Il est dès lors facile de connaître le produit RC .

« Pour mesurer la chronaxie avec les condensateurs, il suffit donc, après avoir cherché le voltage rhéobasique avec une fermeture brusque de courant continu, de chercher la capacité liminaire avec le double du voltage rhéobasique. Cette capacité correspond à la chronaxie que Lapique désigne dans les formules par la lettre τ . Je propose donc de l'appeler C_τ . Connaissant R et C_τ on peut donc poser $\tau = k \times RC_\tau$, k étant une constante.

« L. Lapique a déterminé expérimentalement, par la comparaison des condensateurs avec le rhéotome balistique de Weiss (pistolet de Weiss), ou d'autres appareils donnant aussi des ondes rectangulaires, la valeur de k , et il l'a trouvée égale à $0,37$. La chronaxie a donc pour valeur le produit de la résistance par la capacité chronaxique et par $0,37$:

$$\tau = RC_\tau \times 0,37 \text{ »}.$$

L'application de cette méthode à l'homme est devenue possible du jour où les remarquables recherches de G. Bourguignon ont légitimé l'emploi de l'excitation percutanée. Nous renvoyons à la thèse de celui-ci pour tous les détails et toutes les justifications. Disons seulement que son dispositif est tel ($R = 11.000 \, \omega$) que le calcul de la chronaxie est extrêmement rapide, puisque donné par la formule :

$$\tau = C_{\tau} \times 4^{\tau}.$$

La réalisation d'un appareillage pratique, transportable au besoin, a été effectuée par G. Bourguignon (1929), par F. H. Lewy (1929), et enfin par H. Loosli, K. von Neergard et K. M. Walthard (1931), l'appareil de ces derniers auteurs donnant directement la mesure du temps.

Personnellement, nous avons employé couramment la méthode des condensateurs, chez l'homme avec le dispositif de G. Bourguignon, chez le chien et chez le singe avec le dispositif de L. Lapicque.

Faisons remarquer cependant que certaines de nos expériences sur le chien seront effectuées sans shuntage. Celui-ci n'est pas indispensable si l'on ne veut pas obtenir la valeur réelle de la chronaxie, mais connaître seulement le sens de ses variations au cours de conditions expérimentales bien définies. Ceci correspond à une commodité réelle si on ne dispose pas d'une source à voltage très élevé. Chez certains animaux, la résistance du circuit est telle que, le shunt étant en place, la rhéobase atteint une valeur supérieure à la moitié du voltage disponible, il devient donc impossible de doubler la rhéobase.

On pourrait alors employer le procédé de G. Bourguignon et prendre le voltage maximum, puis chercher la capacité liminaire correspondante et calculer, en fonction de celle-ci, la capacité chronaxique. Mais si l'on ne désire connaître que le sens des variations de la chronaxie, il suffit d'opérer les mesures comparatives sans shunt et d'exprimer les résultats en capacités chronaxiques. C'est ce qu'il nous est arrivé de faire, comme nous le signalerons dans quelques-unes des expériences exposées plus loin.

CHAPITRE III

LOIS GÉNÉRALES MISES EN ÉVIDENCE PAR LA CHRONAXIE

PREMIÈRES LOIS GÉNÉRALES ACQUISES
PAR L. ET M. LAPICQUE
SUR LES MOTO-NEURONES ANIMAUX
(MESURES DIRECTES)

La mise en œuvre de la mesure des chronaxies a permis de saisir tout d'abord une série de relations fixes et stables, du plus grand intérêt physiologique. Un premier ensemble de rapports a été découvert chez l'animal par L. et M. Lapicque; un deuxième ensemble fut acquis chez l'homme par G. Bourguignon.

La première relation obtenue fut la plus simple de toutes puisqu'il s'agit de l'égalité; elle consiste dans l'isochronisme du muscle et de son nerf moteur. Cette découverte a rénové, en même temps, le très vieux problème de la curarisation.

L'ISOCRONISME NEURO-MUSCULAIRE.
INTERPRÉTATION DE L'ACTION DU CURARE
ET GÉNÉRALISATION DE LA NOTION DE CURARISATION

La démonstration de l'égalité des chronaxies d'un muscle et de son nerf moteur est née de l'analyse chronologique de l'intoxication par le curare et par certains autres poisons neuro-musculaires. Il

ne saurait être question de détailler ici les polémiques si longtemps renouvelées à ce sujet. Nous préférons citer textuellement le dernier résumé (1935) donné par L. Lapicque lui-même :

« L'application de la chronaxie au fonctionnement du système nerveux implique la loi de l'isochronisme et contre celle-ci, la physiologie d'influence anglaise a opposé une résistance qui n'a pas encore totalement cédé.

« Voici comment la question s'est posée.

« Nous avons jusqu'ici parlé de muscles, pour les comparaisons d'où est sortie la notion chronaxie. Mais quand on place une électrode sur un muscle et qu'on le stimule ainsi, il n'est pas *ipso facto* établi qu'on excite primitivement la substance musculaire. En fait, quand on stimule par l'intermédiaire du nerf, on obtient à peu de chose près la même chronaxie; celle-ci est incontestablement nerveuse. Que se passe-t-il dans la stimulation du muscle dite directe? Le courant électrique peut avoir atteint d'abord les filets nerveux épars dans le muscle, et agir sur celui-ci uniquement par l'intermédiaire de ceux-là. C'est la querelle séculaire de l'excitabilité Hallérienne, qui n'a été résolue que par Claude Bernard au moyen du curare; quand le complexe nerf-muscle a été empoisonné par le curare de façon que le nerf apparaisse inexcitable, le muscle répond encore à la stimulation. Il a donc bien son excitabilité propre.

« Presque aussitôt (1867), E. von Brücke constatait que le muscle curarisé, s'il est resté à peu près aussi sensible aux courants de pile, c'est-à-dire, à des courants prolongés, est devenu manifestement moins excitable pour les chocs d'induction qui sont des courants très brefs. D'où Brücke conclut légitimement que le muscle curarisé présente une excitabilité plus lente. Il lui parut évident que cette excitabilité lente était celle du muscle lui-même, tandis que l'excitabilité rapide, présente avant curarisation, était celle du nerf. Cette conclusion résultait directement des deux données posées par Claude Bernard et non contestées à cette époque : 1° le curare ne touche pas la substance musculaire; 2° son action porte sur l'*extrémité périphérique* des nerfs.

« Cette théorie fut universellement admise, et je ne songeais pas à la mettre en doute au début de nos recherches sur la chronaxie. En effet, dès les premiers essais (1903), en employant la dose de curare juste suffisante pour paralyser le nerf, nous vîmes que le standard de

temps, qui alors nous tenait lieu de chronaxie, était ainsi à peu près doublé.

« Mais, avec des doses de curare plus fortes, nous vîmes des accroissements de chronaxie d'autant plus grands que la dose de curare était plus forte. Il n'y avait donc pas, comme l'implique la doctrine classique, une chronaxie musculaire définie, accessible après que le curare a mis les nerfs hors de cause.

« Cette constatation me troubla ; les essais les plus divers nous amenèrent de plus en plus à l'idée que le nerf et le muscle avaient normalement la même chronaxie, et que le curare agissait sur le muscle pour changer son excitabilité. Il serait trop long de résumer ici tous ces essais ; on en trouvera l'exposé dans le chapitre XII de mon livre sur *l'Excitabilité en fonction du temps* (Paris, 1926).

« Je tiens à dire que j'ai hésité pendant plusieurs années avant d'oser formuler une opinion aussi hétérodoxe, et c'est seulement en 1907, au Congrès de Heidelberg, que je m'y résolus, après avoir entendu l'illustre physiologiste de Cambridge, Langley, appuyé sur une série de considérations totalement différentes, affirmer que le curare agit sur la substance musculaire. Depuis lors, j'ai obtenu diverses confirmations expérimentales de l'isochronisme comme état normal entre le muscle et son nerf, mais à ce même congrès de 1907 où nous avons eu le plaisir de constater notre accord avec Langley, un jeune physiologiste également de Cambridge, Keith Lucas, apportait des expériences où apparaissait au contraire un hétérochronisme. Ces expériences portaient sur le couturier de la grenouille ou du crapaud, muscle bien connu en physiologie pour la disposition anatomique signalée par Kühne, à savoir une partie importante de sa longueur, presque un tiers, du côté pelvien, dépourvue d'éléments nerveux. Nous avons bien pensé à utiliser cette disposition pour y étudier l'excitabilité musculaire pure, mais cette excitabilité après dissection s'était montrée instable, disparaissant au bout d'un temps assez court, après une montée continue. K. Lucas s'était trouvé sans doute en présence de la même difficulté ; l'attribuant à la dessiccation, il eut l'idée d'inclure le muscle dans un système d'électrodes liquides. Ce tour de main, qui paraissait bien innocent, lui donna, en effet une excitabilité stable, mais complexe, fournissant, au lieu de la courbe simple et constante dont j'ai parlé plus haut, des courbes multiples, dont l'une appelée α par K. Lucas et se rapportant incontestablement à la substance musculaire, comportait, disons

provisoirement, une *chronaxie* plus grande que celle d'une autre courbe β imputable au nerf. Cette différence était conforme à la doctrine de Brücke, classique depuis 40 ans sans contestations, et K. Lucas pensait simplement apporter le moyen de quantifier un fait connu. En réalité, sa prétendue grande chronaxie musculaire n'était qu'un artefact introduit par son dispositif d'électrodes, mais ceci n'est apparu que beaucoup plus tard.

« K. Lucas, dont on a eu à déplorer la mort accidentelle pendant la guerre, était devenu mon ami; j'admirais ses brillantes qualités d'expérimentateur; lui-même m'a prouvé l'estime scientifique dont il m'honorait; nous n'avons jamais pu nous expliquer pourquoi nos résultats étaient discordants. Attribuant les siens, faute de mieux, à de menues erreurs accidentelles, je les avais laissés de côté et développé expérimentalement comme théoriquement mes conceptions basées sur l'isochronisme, tandis que l'hétérochronisme α , adopté par Bayliss dans ces magnifiques *Principles of general Physiology*, faisait loi pour les physiologistes anglais.

« Les choses restèrent ainsi jusqu'en 1930 où, à Cambridge toujours, un physiologiste de la jeune génération, W. A. H. Rushton, entreprit de débarrasser le monde de l'hérésie que j'y propageais. Et en effet, plongeant le couturier totalement dans l'eau physiologique et non plus partiellement comme dans les électrodes de Lucas, il obtint des courbes α incontestables. Mais par là même il me permit de comprendre et d'expliquer comment cette courbe était produite artificiellement lorsqu'on fait arriver au muscle le courant stimulant à travers une solution électrolytique plus ou moins ample. La discussion fut vive et longue, mais féconde, au témoignage même des maîtres de mon contradicteur; il me semble que l'isochronisme en est sorti plus solide et plus clair. Rushton lui-même s'est rendu partiellement à mes raisons.

« L'enjeu était d'importance, car il s'agissait du fondement d'une théorie entièrement nouvelle du fonctionnement nerveux.

« L'isochronisme neuro-musculaire n'est pas une simple coïncidence, qui serait bien étrange entre deux organes de structure si différente; c'est un accord réalisé et maintenu par interaction, car, au moins chez les mammifères, dès que le nerf dégénéré cesse de contrôler le muscle, celui-ci retourne aux grandes chronaxies de son état embryonnaire; et cet accord est nécessaire à l'exercice de la commande nerveuse sur le muscle.

« La curarisation, c'est-à-dire l'interruption de cette commande entre un nerf excitable et un muscle excitable, n'est pas autre chose que la rupture de cet accord. Un grand nombre de poisons agissent différemment sur le nerf d'une part, sur le muscle d'autre part, ce qui est naturel, puisqu'il s'agit de deux substances, de deux espèces différentes de protoplasma : il en résulte que la chronaxie de l'une ou de l'autre est augmentée ou diminuée, et qu'à l'isochronisme se substitue un hétérochronisme ; toutes les fois que l'hétérochronisme atteint une valeur importante, quand le rapport des chronaxies, au lieu d'être voisin de 1, devient 2 ou 3, l'action du nerf sur le muscle est empêchée. Le curare, la spartéine, agissent en augmentant la chronaxie musculaire ; la strychnine, en diminuant la chronaxie nerveuse ; la pilocarpine, la physostigmine, la nicotine (dans une première phase) diminuent la chronaxie musculaire. Ces hétérochronismes divers aboutissent l'un comme l'autre au décrochement fonctionnel du nerf.

« La curarisation par le curare peut être supprimée par l'un quelconque des poisons de la 3^e catégorie, dont l'action sur le muscle est de sens inverse ; la réciproque est vraie. Bien plus, la curarisation de la 3^e catégorie peut être supprimée par la strychnine, et réciproquement ; ici il n'y a pas annulation de l'effet produit sur un des éléments du couple nerf-muscle, mais effet de même sens sur l'autre élément, rétablissant l'isochronisme à un autre niveau ; le résultat est le même : l'excitabilité indirecte réapparaît.

« Ainsi l'isochronisme est bien une condition nécessaire pour la transmission de l'excitation.

« Établie expérimentalement pour le cas nerf-muscle, la condition d'isochronisme apparaît susceptible de généralisation. En effet, elle se justifie théoriquement de deux manières :

« A — En gros, elle est manifestement un cas particulier d'une loi générale de la mécanique, qui exige un certain accord chronologique entre l'effort mouvant et la mobilité de l'objet à mouvoir. La résonance est un cas particulier bien connu de cette loi. Ici, on ne peut pas parler de résonance au sens strict, puisqu'il n'y a de périodicité ni dans le stimulus ni dans les processus d'excitation. Mais on peut considérer une relation analogue entre deux phénomènes entièrement amortis, relation que mon élève A. M. Monnier vient de pré-

ciser mathématiquement et physiquement sous le nom de pararésonance (1).

« B. — Analysée physiologiquement, elle s'explique de la façon suivante :

« 1° L'onde d'influx nerveux, composée d'une montée progressive suivie d'une descente un peu plus lente, a une durée proportionnelle à la chronaxie du nerf considéré, et une pente de la montée inversement proportionnelle ;

« 2° Des ondes électriques artificielles de même forme, obtenues par le dispositif du double condensateur, présentent un voltage liminaire minimum pour une certaine durée conditionnée par la chronaxie de l'objet à exciter ;

« 3° L'influx nerveux n'est pas susceptible de varier notablement en intensité (loi du tout ou rien).

(1) A titre de simple éclaircissement, donnons en note, d'après L. Lapicque encore, les quelques lignes suivantes :

« Il (l'isochronisme) évoque naturellement l'idée de résonance, soit entre cordes sonores, soit mieux encore, aujourd'hui que la radiophonie est devenue familière, l'accord entre un poste d'émission et un poste de réception. A vrai dire, la comparaison est superficielle, car l'influx nerveux n'est pas une vibration périodique : il se compose d'ondes isolées ou de fréquence variable ; seule la durée de chacune de ces ondes est fonction de la chronaxie. De l'autre côté, le processus d'excitation, avec sa rapidité propre que mesure la chronaxie, est apériodique. Il ne saurait donc s'agir d'une résonance au sens strict. Mais les électriciens nous ont fait connaître récemment une relation du même genre entre perturbations entièrement amorties comme celles-ci ; on peut l'exprimer par des formules mathématiques semblables à celles de la résonance vraie, simplement en substituant des sinus hyperboliques aux sinus circulaires. A. M. Monnier (1934) a montré avec précision que cette théorie physique, la *pararésonance*, comme il l'appelle, s'applique parfaitement à l'excitation physiologique ; entre deux circuits électriques constitués de manière que toute perturbation y prenne une forme analogue à celle de l'influx nerveux, chacun avec une constante de temps (homologue de la chronaxie) réglable à volonté, l'effet d'induction est maximum quand les deux constantes de temps sont égales (isochronisme). Admettons, comme je l'ai fait depuis longtemps (et Michael Foster l'avait admis avant moi), que l'influx nerveux, arrivé au bout de l'axone, n'agit pas autrement que la variation électrique représentée par le courant d'action ; il résulte de la pararésonance que l'efficacité sera maxima quand l'organe effecteur sera accordé avec le nerf ; en dehors de cet accord, il faudrait, pour obtenir le même résultat, un influx plus intense : mais la grandeur de l'influx nerveux est invariable (loi du tout ou rien, posée par Gotch, Verworn, Keith Lucas, vérifiée par les recherches précises d'Adrian, Forbes, Kato). Donc, avec un écart notable de l'isochronisme, l'influx nerveux sera inefficace. »

« Si on ajoute l'hypothèse vraisemblable que la variation électrique constituant l'influx nerveux agit sur le muscle de la même façon que nos ondes électriques expérimentales, les trois faits expérimentaux ci-dessus permettent de déduire la nécessité, sinon de l'isochronisme même, au moins d'un certain accord entre la chronaxie du nerf, qui détermine la durée et la pente de l'onde excitante, et, d'autre part, la chronaxie du muscle, qui détermine la durée pour laquelle l'intensité efficace est minima.

« D'après ces considérations théoriques, la condition d'isochronisme n'est pas limitée au cas nerf-muscle. Elle est *a priori* applicable au passage de l'excitation de neurone à neurone, c'est-à-dire au fonctionnement des centres nerveux ».

Signalons que P. Hæfer a repris au XXI^e Congrès des Neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932), le problème de la plaque motrice, et ajoutons que de son côté, G. Bourguignon a donné, également en 1932, chez le lapin, à l'occasion de considérations différentes, une excellente démonstration de l'isochronisme du nerf et du muscle. Il a réussi, avec son élève, D. Bennati, à mesurer successivement la chronaxie d'une bandelette musculaire dépourvue de nerfs du jumeau interne (0^m044), des filets nerveux intramusculaires disséqués en les isolant sur une bandelette de caoutchouc (0^m048), du point moteur du muscle (0^m044), des filets correspondants du nerf sciatique poplitée interne à 2 ou 3 millimètres du muscle (0^m044), et à 3 centimètres (0^m044). La correspondance des chiffres est réellement remarquable.

Disons incidemment, pour n'y plus revenir, qu'à l'état normal les chronaxies soi-disant musculaires, mesurées au point moteur, sont, comme G. Bourguignon l'a démontré lui-même, des chronaxies nerveuses. Nous ne ferons pas état des discussions qui ont porté sur ce point, et par la suite nous considérerons toujours qu'au point moteur d'un muscle normal, nous excitions l'épanouissement des moto-neurones correspondants.

Quoi qu'il en soit, l'étude de la curarisation (au sens large) a permis d'acquérir cette notion féconde de l'isochronisme du nerf et du muscle. La conséquence fondamentale réside dans ce fait que le passage de l'influx nerveux du moto-neurone au myone devient impossible dès que se produit une *disjonction chronaxique* d'une cer-

taine importance. De plus, cette perturbation n'est pas irréversible ; elle cesse dès que les chronaxies reviennent à leurs valeurs primitives. Mieux encore, elle cesse même si les chronaxies ne reprennent pas leurs valeurs primitives, mais acquièrent des valeurs différentes telles qu'un isochronisme nouveau se trouve rétabli à un autre niveau.

CHAPITRE IV

LOIS GÉNÉRALES MISES EN ÉVIDENCE PAR LA CHRONAXIE *(suite)*

PREMIÈRES LOIS GÉNÉRALES ACQUISES
PAR G. BOURGUIGNON,
SUR LES MOTO-NEURONES HUMAINS
(MESURES PERCUTANÉES)

La notion de chronaxie et les techniques de mesure employées chez l'animal furent transposées par G. Bourguignon en électrophysiologie humaine. Il eut d'abord le mérite extrême de résoudre le problème préalable de l'excitation percutanée. Nous renvoyons, pour les détails de la solution et pour les discussions correspondantes, à son livre de 1923, dont près d'une centaine de pages (pp. 54 à 150) sont réservées à ce sujet. Grâce à la méthode des condensateurs, fréquemment contrôlée par le rhéotome balistique de G. Weiss, G. Bourguignon entreprit l'étude des muscles de l'homme, en commençant par ceux du membre supérieur, avec une patience et une finesse d'analyse extrêmes. Les résultats de cette étude statistique méritent véritablement l'épithète d'admirables ; on peut les condenser de la manière suivante :

PREMIÈRE LOI

« CHAQUE MUSCLE A UNE VALEUR FIXE DE CHRONAXIE » (1). — Au lieu de donner une valeur moyenne, G. Bourguignon a préféré indiquer les

(1) Nous ne revenons pas sur le fait déjà précisé, qu'il s'agit ici de chronaxies mesurées au point moteur, donc de chronaxies nerveuses.

limites normales, supérieure et inférieure, de cette valeur ; ceci était parfaitement légitime, mais peut comporter, comme nous le verrons, l'inconvénient de masquer certaines variations fines. Récemment, E. Bena a fait également remarquer que de telles frontières méritaient d'être précisées, car elles permettent pour un muscle, des variations de près de 100 0/0.

DEUXIÈME LOI

« IL EXISTE DES ISOCHRONISMES MUSCULAIRES RÉGIONAUX ». — Toutes les valeurs obtenues ne sont pas quelconques mais se groupent d'une manière très particulière. Nous l'exposerons de la façon suivante, qui ne respecte nullement la chronologie des descriptions de G. Bourguignon, mais qui nous paraît plus facile à comprendre.

Dans une première étape (chaque muscle n'étant reconnu posséder qu'un seul point moteur), G. Bourguignon découvre, au niveau des membres supérieurs, quatre groupes de chronaxies motrices :

1 ^{er} Groupe	. . .	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Deltôïde} \\ \text{Biceps} \\ \text{Brachial antérieur} \\ \text{Long supinateur.} \end{array} \right\}$	0 ⁵ 08 à 0 ⁵ 16
2 ^e Groupe.	. . .	Triceps	0 ³ 16 à 0 ³ 32
3 ^e Groupe.	. . .	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Fléchisseurs superficiels et profonds.} \\ \text{Palmaires.} \\ \text{Tous les muscles de la main} \\ \text{Pronateurs} \\ \text{Radiaux} \end{array} \right\}$	0 ² 20 à 0 ² 36
4 ^e Groupe.	. . .	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Tous les extenseurs} \\ \text{Cubital postérieur} \\ \text{Court supinateur} \\ \text{Long abducteur du pouce.} \end{array} \right\}$	0 ² 44 à 0 ² 72

Il ne peut s'agir d'un hasard et G. Bourguignon arrive à cette notion que la chronaxie classe les muscles en groupes précis :

Premièrement, dans chaque segment du membre supérieur, la chronaxie réunit les muscles antérieurs d'une part et les muscles postérieurs d'autre part (l'avant-bras, le poignet et la main ne forment qu'un seul segment, le segment distal).

Deuxièmement, *le segment proximal a des chronaxies beaucoup plus brèves que le segment distal.*

Par la suite, les choses vont alternativement se compliquer puis se simplifier, pour aboutir à un schéma plus remarquable encore.

Elles vont se simplifier tout d'abord, parce que G. Bourguignon admettra, quelques années plus tard, que les valeurs des chronaxies peuvent se ramener de quatre groupes à trois groupes, par fusion des deux groupes 2 et 3 (0⁷16 à 0⁷32 et 0⁷20 à 0⁷36). Après enrichissement considérable de sa statistique, il admet actuellement les trois groupes de valeurs suivantes :

0⁷06 à 0⁷14

0⁷16 à 0⁷34

0⁷40 à 0⁷70

Autrement dit, les muscles de la région postérieure du bras et ceux de la région antérieure de l'avant-bras ont la même chronaxie.

Par ailleurs, les choses vont se compliquer, parce que G. Bourguignon constate que les muscles du plan postérieur possèdent deux, et plus tard même pour certains, trois points moteurs, ayant chacun des chronaxies différentes. Ainsi, tous les muscles postérieurs de l'avant-bras ont deux chronaxies (0⁷16 à 0⁷34 et 0⁷40 à 0⁷70). Ainsi, au niveau de la région postérieure du bras, la longue portion du triceps, le point inférieur du vaste externe et le point supérieur de l'anconé ont une chronaxie de 0⁷16 à 0⁷34; la chronaxie du vaste interne et celle du point supérieur du vaste externe est de 0⁷06 à 0⁷14 et celle du point moteur inférieur de l'anconé est de 0⁷40 à 0⁷70.

Dans ces conditions, G. Bourguignon peut conclure que, si les muscles antérieurs (muscles agonistes) n'ont qu'une chronaxie, seule une partie des muscles postérieurs constitue un groupe autonome, antagoniste des muscles du segment antérieur correspondant. Une autre partie constitue un groupe synergique des muscles du même segment antérieur, conformément aux constatations déjà anciennes de Duchenne de Boulogne. Enfin, dans le segment proximal seulement, existe une troisième partie dans les muscles postérieurs qui

constitue un groupe synergique de la partie autonome des muscles postérieurs du segment distal.

Par ailleurs, les mêmes constatations peuvent être faites au niveau du membre inférieur et, autre point frappant, les valeurs des chronaxies, pour les groupes musculaires correspondants, sont identiques à celles du membre supérieur (avec une réserve, sur laquelle nous nous proposons de revenir personnellement à la fin de cet ouvrage, concernant le fait que les extenseurs et les fléchisseurs ont des valeurs inverses au niveau des doigts et au niveau des orteils, point que G. Bourguignon fait rentrer simplement dans une loi de symétrie : plan antérieur et plan postérieur).

Tout ceci, d'autre part, est susceptible d'une généralisation plus grande encore. En effet, les muscles de chaque racine des membres (ceinture scapulaire et ceinture pelvienne) vont, au point de vue chronaxique, se fondre en quelque sorte dans le groupe des muscles du segment distal.

Tout ceci aboutit à une schématisation très claire, que G. Bourguignon a résumée dans les deux tableaux suivants concernant les membres supérieurs et inférieurs (Tableaux I et II).

D'autre part, G. Bourguignon ajoute le commentaire suivant : « Les muscles antérieurs constituent partout les muscles agonistes, c'est-à-dire les agents du mouvement principal. Ils sont, au fond, fonctionnellement plus simples que les muscles postérieurs. *De ce fait ils n'ont qu'une chronaxie*, mais cette chronaxie est la plus petite de la région.

« Les muscles postérieurs ont à la fois deux fonctions : a) Ils sont *antagonistes* des muscles antérieurs et produisent les mouvements inverses. Ces mouvements qui ne sont que préparatoires à l'action des muscles antérieurs, sont moins rapides et moins précis, d'où la chronaxie plus grande des muscles postérieurs que des muscles antérieurs ; b) ils assurent la synergie du segment sur lequel ils agissent avec les autres segments du membre.

« De cette double fonction résulte qu'ils ont deux ou trois chronaxies suivant le segment considéré.

« On peut distinguer les différentes chronaxies des muscles postérieurs de la manière suivante :

1° La chronaxie double de celle des muscles antérieurs constitue, en quelque sorte, la chronaxie fondamentale, la chronaxie de base de la région. C'est elle qui caractérise le groupe fonctionnel et le

TABEAU I

MEMBRE SUPÉRIEUR

Segment proximal				Segment distal			
Deltôïde antérieur. Biceps. Brachial antérieur. Coraco-brachial. Long supinateur. Vaste interne du triceps brachial. Deltôïde moyen. Deltôïde postérieur. Vaste externe du triceps brachial. Longue portion du triceps brachial. Anconé.	Fléchisseurs Synergiques des fléchisseurs Pis moteurs inférieurs ou antérieurs Pis moteurs supérieurs ou postérieurs Pt moteur inférieur Pt moteur supérieur	0° 06 à 0° 14 0° 16 à 0° 34 0° 40 à 0° 70	Extenseurs Extenseurs Extenseurs	Fléchisseurs Synergiques des fléchisseurs Pis moteurs inférieurs Pis moteurs supérieurs	Grand palmaire. Petit palmaire. Cubital antérieur. Fl. superf. et prof. des doigts. Long. fl. du ponce. Adducteur du ponce. Eminence thenar. Eminence hypothénar. Interosseux et lombricaux. Rond et carré pronateurs. Radiaux. Cubital postérieur. Extenseur com. des doigts. Extens. propre du 5^e doigt. Extens. propre de l'index. Long extenseur du Court extenseur du Long abducteur Court supinateur		

TABEAU II
MEMBRE INFÉRIEUR

Segment proximal				Segment distal			
Quadriceps crural (les 4 portions) Couturier. Pectiné. Psoas iliaque. Grand adducteur. Moyen adducteur. Droit interne. Grand fessier.	Mouvements en avant de la cuisse et de la jambe	$0^{\circ} 06 \text{ à } 0^{\circ} 14$	Synergique des muscles antéro-internes du segment proximal	pt moteur inférieur	Jambier antérieur. . .		
Biceps crural (L ^{g^{ue}} portion)	Synergique des muscles antér. du segment proximal	$0^{\circ} 16 \text{ à } 0^{\circ} 34$	Mouvements en arrière de la cuisse et de la jambe	pt moteur supérieur	Extenseur com. des orteils. Extenseur propre du gros orteil. Long péronier latéral. Court péronier latéral. Pédieux.	Extenseur com. des orteils. Extenseur propre du gros orteil. Long péronier latéral. Court péronier latéral. Pédieux.	
Demi-membraneux	Mouvements en avant du pied et des orteils	$0^{\circ} 40 \text{ à } 0^{\circ} 70$	Synergiques des muscles antér. du segment distal	pts moteurs inférieurs pts moteurs supérieurs	Solitaire. Plantaire grêle. Abducteur du gros orteil. Muscles de la plante du pied. Jumeau interne. Jumeau externe. Jambier postérieur. Fl. com. des orteils. Long. fléch. du gros orteil.	Solitaire. Plantaire grêle. Abducteur du gros orteil. Muscles de la plante du pied. Jumeau interne. Jumeau externe. Jambier postérieur. Fl. com. des orteils. Long. fléch. du gros orteil.	
Demi-tendineux	Mouvements en arrière du pied et des orteils	$0^{\circ} 40 \text{ à } 0^{\circ} 70$	Synergiques des muscles postér. du segment distal	pts moteurs inférieurs			

segment considéré. Je propose de l'appeler « la chronaxie fondamentale de la région ».

2° Les chronaxies postérieures égales à celles des muscles antérieurs, qu'on trouve dans toutes les régions du corps, et la chronaxie postérieure du segment proximal égale à la chronaxie postérieure du segment distal, qu'on ne trouve, jusqu'à présent tout au moins, qu'aux membres, assurant des synergies, mériteraient d'être appelées « chronaxies d'association ».

Ce commentaire est du plus haut intérêt quoique personnellement nous restions insensibles à toute tendance finaliste. D'autre part, nous suggérerions volontiers de distinguer les deux « chronaxies d'association » en appelant l'une, *chronaxie de synergie intra-segmentaire*, l'autre, *chronaxie de synergie extra-segmentaire* (chacune se définit d'elle-même, ce qui nous paraît précisément un avantage). Tout ceci ne diminue en rien l'importance extrême des conclusions de G. Bourguignon.

Continuons à poursuivre l'exploration chronaxique des muscles du corps humain, car il reste encore à envisager trois grandes régions : tronc, cou et tête. Or, dans chacune d'entre elles, nous allons rencontrer deux groupes de chronaxies, reproduisant le schéma des muscles du plan antérieur et du plan postérieur. De plus, les muscles du tronc et du cou, d'une part, ont les mêmes valeurs que celles d'un segment proximal de membre, la tête, d'autre part, a les mêmes valeurs que celles d'un segment distal.

Aussi, proposons-nous personnellement de résumer tous les résultats de G. Bourguignon de la façon suivante : Au point de vue chronaxique, il faut distinguer dans le corps humain une *zone centrale* comprenant tronc, cou, bras et cuisses, et comportant deux chiffres de chronaxies antagonistes :

0°06 à 0°14

0°16 à 0°34

et une *zone périphérique* comprenant tête, avant-bras (avec mains), jambes (avec pied) et comportant également deux chiffres de chronaxies antagonistes :

0°16 à 0°34

0°40 à 0°70.

Ces deux zones ont un lien commun au niveau des zones postérieures des membres, certains faisceaux musculaires postérieurs du segment proximal ayant la même chronaxie que les muscles autonomes postérieurs du segment distal.

Le tableau suivant (d'après G. Bourguignon, modifié) résume l'intrication, très simple, des chiffres.

<i>Segments proximaux</i>	{	Muscles antérieurs		Chronaxie fondamentale	{	0 σ 06 à 0 σ 14
				Chronaxie synergique intra-segmentaire		
	{	Muscles postérieurs	{	Chronaxie fondamentale	{	0 σ 16 à 0 σ 34
				Chronaxie synergique extra-segmentaire		
<i>Segments distaux</i>	{	Muscles postérieurs	{	Chronaxie fondamentale	{	0 σ 40 à 0 σ 70
				Chronaxie synergique intra-segmentaire		
	{	Muscles antérieurs		Chronaxie fondamentale	}	0 σ 16 à 0 σ 34

Finalement, le schéma général obtenu par G. Bourguignon, apparaît ainsi d'une netteté et d'une simplicité parfaites. Montrons maintenant qu'il permet de mettre en évidence deux autres relations, dont la dernière aura plus tard, pour notre point de vue, une importance extrême.

TROISIÈME LOI

« CETTE CLASSIFICATION CHRONAXIQUE N'EST PAS ANATOMIQUE MAIS FONCTIONNELLE » (EXPLICATION DES TOPOGRAPHIES INITIALES ELECTIVES DES POLYNÉVRITES TOXIQUES). — Cet énoncé était déjà implicitement contenu dans les constatations précédentes.

Mais il est intéressant de souligner ici comment l'anatomie était incapable de servir de guide. Il y a bien longtemps que les neurologistes cherchaient à retrouver dans les différents muscles du corps, spécialement dans les muscles des membres, quelque schéma directeur correspondant aux groupements physiologiques normaux, et susceptible d'expliquer, également, la systématisation si remarquablement fixe des polynévrites toxiques. Tout s'éclaire, à ces deux

points de vue, avec la classification chronaxique de G. Bourguignon et avec les études sur la curarisation de L. et M. Lapique.

En effet, au point de vue de la physiologie normale, la classification chronaxique n'est nullement calquée sur la topographie nerveuse motrice périphérique (laquelle est susceptible de quelques variations individuelles d'ailleurs); elle n'est pas calquée non plus sur la topographie radiculaire (qui comporte encore plus de variabilité); elle est au contraire, comme nous l'avons vu, essentiellement fonctionnelle. C'est elle qui fournit le symbole normal si longtemps recherché.

Au point de vue pathologique, par ailleurs, elle fournit également la première explication valable de la topographie des polynévrites toxiques. Il nous suffit de considérer, en effet, quelle est la distribution initiale de l'atteinte paralytique, dans une intoxication saturnine par exemple, pour constater que les muscles atteints ont tous la même chronaxie. D'autre part, le fait que tel poison frappe d'abord tel groupe musculaire, mais peut ensuite généraliser son atteinte, s'explique admirablement par l'étude de la curarisation; celle-ci a montré que les petites doses paralysent toujours les mêmes chronaxies, mais que des doses progressives atteignent peu à peu les autres chronaxies voisines et selon une progression très systématisée. Tout se passe, chez l'homme, comme si chaque poison avait une affinité spéciale pour telle ou telle chronaxie, véritable *chronotropisme*, d'où les topographies initiales électives. Ceci n'empêche, l'intoxication augmentant et la généralisation apparaissant, qu'un tableau, tel le syndrome de Landry polynévritique, puisse appartenir en fin de compte à toutes les polynévrites toxiques. Le même raisonnement pourra s'étendre aux neurones moteurs centraux et aux systèmes sensitifs, sensoriels et végétatifs d'une part, comme aux toxines microbiennes d'autre part.

La classification chronaxique est donc bien le symbole de ce domaine de la physiologie normale et pathologique.

QUATRIÈME LOI

« LES CHRONAXIES DES MUSCLES AGONISTES SONT DANS LE RAPPORT DE 2 A 1 (OU DE 1/2) AVEC LES CHRONAXIES DES MUSCLES ANTAGONISTES ». — Ceci ressortait à l'évidence dès les premières séries de chiffres obtenues par G. Bourguignon, alors qu'il admettait quatre groupes de chronaxie.

Bras.	{ 0°08 à 0°16	Valeur moyenne	0°12
		Valeur moyenne	0°24
Avant-bras.	{ 0°20 à 0°36	Valeur moyenne	0°28
		Valeur moyenne	0°58

Ceci se retrouve de même, en considérant les trois groupes de chronaxies, plus récemment admis, mais à condition de conclure que le rapport puisse atteindre le maximum de 3 à 1 (ou de 1/3).

Bras.	{ 0°06 à 0°14	Valeur moyenne	0°10
		Valeur moyenne	0°25
Avant-bras.	{ 0°16 à 0°34	Valeur moyenne	0°25
		Valeur moyenne	0°55

Cette loi va acquérir un intérêt doctrinal extrême et L. Lapique l'a mise hors de pair d'avec les autres, car c'est elle qu'il a proposé de désigner comme « la loi de Bourguignon ». Nous verrons pourquoi dans la seconde partie de cette ouvrage.

Il convient de remarquer qu'un certain nombre d'auteurs, surtout allemands, n'ont pas retrouvé avec la même netteté les chiffres de G. Bourguignon et, par conséquent, les lois qui en découlent.

Il en est ainsi de J. Stein (1927), H. Jungmann et R. Thiel (1932), Gallinek (1932), H. Altenburger (1932), G. Perémy, K. M. Walthard et P. Jecklin (1932); les valeurs données par ces derniers auteurs sont les plus divergentes et spécialement les plus basses, avec celles de M. Peraita (1935).

Tous les auteurs précédents, de même que J. Uffland (1930), n'accordent pas non plus une valeur réellement fixe au rapport des chronaxies des antagonistes, mais la majorité admet cependant un certain écart; seuls, K. M. Walthard et P. Jecklin s'inscrivent nettement contre une telle différenciation, ainsi d'ailleurs que contre une différenciation entre segments proximaux et segments distaux.

Par contre, d'autres auteurs sont, dans l'ensemble, confirmatifs. Il en est déjà ainsi de H. von Knorre (1930) (1), de H. R. Müller (1932). Il en est de même de D. Wechsler et R. G. Freemann, qui,

(1) « Bourguignon's Chronaxiewerte finden sich mit einer erstaunlichen Exaktheit bei allen Menschen wieder. »

chez 30 enfants de 7 à 12 ans, remarquent que les trois valeurs moyennes trouvées (biceps : 0,131, fléchisseur commun des doigts : 0,251, extenseur commun des doigts : 0,576) diffèrent chacun du simple au double. Les tableaux extrêmement complets, publiés par D. A. Markow dans la *Deuts. Zeits. für Nervenheilk.* (1932), marquent un accord assez formel des valeurs moyennes. Ce dernier auteur fait d'ailleurs remarquer, à très juste titre, que, dans l'appréciation des valeurs limites, il faut tenir le plus grand compte de facteurs tels que : température, fatigue, tonus, etc., sur lesquels nous reviendrons.

Le seul point où l'on note encore des oppositions concerne l'existence, constatée par certains comme H. H. Jasper (1932) en Amérique et comme G. Perémy (1932), Gallinek (1932), en Allemagne, de différences entre les membres droits et gauches.

En terminant, remarquons dès maintenant qu'au cours d'expériences faites par de nombreux auteurs et que nous retrouverons, ce que L. Lapicque appelle la loi de Bourguignon, c'est-à-dire la différenciation chronaxique des antagonistes, a pu être vérifié chez tous les Vertébrés où on l'a cherché, Batraciens (Grenouille, Crapaud, Triton), Chéloniens (Testudo, Emys), Oiseaux (Pigeon), Mammifères (Chien, Lapin, Rat).

CHAPITRE V

NOUVELLES ACQUISITIONS DIVERSES

Après les premières acquisitions de L. et M. Lapicque et celles de G. Bourguignon, les recherches se multiplient mais s'entrecroisent, si bien qu'il ne saurait plus être question de suivre isolément les travaux de chaque chercheur. Basons-nous simplement sur les différents domaines et synthétisons les principales acquisitions.

CHRONAXIE DU FAISCEAU PYRAMIDAL ET ISOCHRONISME MOTEUR CORTICO-PÉRIPHÉRIQUE

En 1925, A. et B. Chauchard publient leurs recherches concernant la voie motrice cortico-périphérique, chez le chien. Ayant constaté que l'excitation de l'écorce, autour de la scissure cruciale, peut donner, avec une excitation unique, une réponse de tel ou tel muscle, ils se proposent d'étudier les constantes chronologiques correspondantes, tout le long des éléments parcourus. Ils pratiquent différentes petites couronnes de trépan, en respectant certaines précautions ; pas d'hémorragie, anesthésie préalable très brève et dissipée en 2 ou 3 heures. L'électrode active est un fil d'argent ou de cuivre dont l'extrémité n'est nue que sur 1 millimètre. Le seuil observé est celui du retrait de la patte postérieure.

Le *cortex* est excité au niveau de la suture fronto-pariétale ; pour le mouvement choisi, la chronaxie est alors de 0°3 à 0°5.

La *couronne rayonnante* est étudiée après destruction au thermocautère du cortex correspondant, nouvelle mesure : 0°3.

La *capsule interne* est abordée par un orifice pratiqué au niveau

de l'angle supérieur de l'apophyse zygomatique du temporal, d'où 0°3.

Dans le pied du pédoncule cérébral, le bulbe, la moelle, les fibres pyramidales correspondantes donnent également une valeur de 0°3.

Enfin, le nerf tibial (nerf des fléchisseurs) permet d'obtenir une chronaxie de 0°3.

Il y a donc bien isochronisme au long de toute la chaîne motrice du cortex au muscle.

A. Rizzolo reprend ces mesures, en 1927, mais en les faisant avant et après ablation à la curette des points moteurs corticaux du chien et il confirme l'isochronisme de la substance grise et de la partie correspondante de la substance blanche sous-jacente.

G. Bourguignon publie, en 1928, à l'Académie des Sciences, à la Société de Biologie puis à la Société de Neurologie, des résultats obtenus chez l'homme. L'électrode négative (excitatrice) étant placée sur une paupière fermée, l'électrode positive étant placée sur l'interstice occipito-vertébral, G. Bourguignon peut provoquer des secousses dans l'hémiface, le membre supérieur et parfois même le membre inférieur opposés; des excitations plus fortes peuvent donner des réponses bilatérales. D'autre part, de minimes déplacements de la cathode permettent d'obtenir une réponse dans des muscles différents. Du trajet hypothétique des lignes de force, G. Bourguignon conclut que l'excitation a lieu au niveau des fibres pyramidales du pédoncule et de la protubérance. Chez le lapin, il parvient à faire des constatations analogues.

Dans ces conditions, il mesure les chronaxies correspondantes.

Chez cinq sujets normaux, les mesures étant faites sur les fléchisseurs et les extenseurs des doigts, il constate l'isochronisme central et périphérique.

Au contraire, chez des malades présentant des lésions corticales, il trouve des augmentations atteignant 5 à 20 fois la valeur normale. La lésion a donc causé un hétérochronisme important.

A cette occasion, G. Bourguignon avait cité certaines recherches remontant à 1913 mais rapidement arrêtées dans leur interprétation, faites chez quatre trépanés de guerre explorés au niveau de leur brèche crânienne. Deux sur quatre avaient donné quelques réponses musculaires.

Enfin, en 1930, A. et B. Chauchard et S. Kajiwarra ont vérifié que, chez le chien, la différenciation chronaxique de la flexion et de l'extension des membres se retrouvait au niveau de la zone corticale motrice, avec cependant une certaine labilité sur laquelle nous aurons à revenir.

De tout ce qui précède résulte bien la notion de l'isochronisme moteur cortico-périphérique à l'état normal.

CHRONAXIES SENSITIVES

Le problème des chronaxies sensibles mériterait un long historique et de sérieuses réserves.

Le premier auteur qui ait recherché une chronaxie sensitive chez l'homme est E. D. Adrian (1919) : il trouva deux courbes différentes, correspondant à des chronaxies de 0 ± 6 et 0 ± 8 , et il admit l'existence d'un double système. Mais, comme le remarquent H. Quincke et J. Stein, sa pensée subissait sans doute l'influence des doctrines de Head et River, et ses deux courbes paraissent correspondre aux systèmes protopathique et épiceritique.

G. Bourguignon, dans une première période (1921), n'avait pu révéler, grâce à l'excitation électrique des troncs nerveux, qu'une seule modalité de sensibilité. Or, la chronaxie sensitive ainsi mesurée était égale, dans les différents territoires cutanés, à la chronaxie motrice fondamentale de la même région. Ainsi, G. Bourguignon avait alors pu conclure que normalement règne, dans chaque région, un isochronisme sensitivo-moteur.

Les faits s'avérèrent par la suite singulièrement plus complexes et aboutirent à la distinction, par l'excitation électrique, de deux ou trois chronaxies cutanées.

En Allemagne tout d'abord, une série d'auteurs mit en évidence, par excitation directe de la peau, l'existence de deux chronaxies différentes correspondant aux points classiques de von Frey, point de tact et point de douleur (*Druckpunkt* et *Schmerzpunkt*). V. von Weizsäcker et J. Stein, les premiers (1927), montrèrent que la chronaxie était plus élevée pour la sensation de douleur que pour la sensation tactile (le double et plus). Le fait fut confirmé par

O. Færster, H. Altenburger et F. W. Kroll (1929), par K. M. Walthard et A. Weber (1932), par D. A. Markow (1932), par H. R. Müller (1932); en particulier, l'étude de O. Færster, H. Altenburger et F. W. Kroll, comportant une technique qui paraît intéressante et souligne les dangers du caractère « inadéquat » de la seule excitation électrique, apparaît fondamentale.

G. Bourguignon, d'autre part, de 1929 à 1933, grâce à un nouveau dispositif d'électrodes fines, arriva à cette conclusion qu'il existait, dans la peau humaine, trois chronaxies différentes.

Nous ne donnerons aucun détail sur cette question, pour laquelle il suffira de se reporter au rapport de H. Altenburger (Wiesbaden, 1932) et à la conférence faite par G. Bourguignon, le 24 octobre 1933, à la Société Française d'Electrothérapie et de Radiologie, et intitulée : « *Les chronaxies sensibles nerveuses et cutanées. Interprétation des sensibilités thermique et douloureuse à l'aide des chronaxies sensibles normales et pathologiques et de leurs variations dans la dissociation syringomyélique de la sensibilité* ».

Donnons simplement les conclusions plus récentes du même auteur :

« 1° Dans la peau, il existe 3 chronaxies sensibles correspondant à 3 sensations différentes produites par le courant électrique, une sensation de choc, une sensation de fourmillement et une sensation de chaleur.

« Dans les nerfs cérébro-spinaux on n'en retrouve que deux, la chronaxie de choc et celle de fourmillement. La chronaxie de chaleur résulte donc de l'excitation de terminaisons dont les fibres ne passent pas par les nerfs cérébro-spinaux : elles ne peuvent donc passer que par les plexus sympathiques.

« 2° Dans chaque région, la chronaxie de choc est la plus petite des 3 chronaxies sensibles, et elle est toujours égale à la chronaxie musculaire de la région. Les 2 autres chronaxies sensibles (fourmillement et chaleur) sont dans un rapport constant avec la première : la chronaxie de fourmillement est toujours de 5 fois et celle de chaleur de 10 fois la chronaxie de choc. C'est pourquoi j'appelle la chronaxie de choc, chronaxie sensitive fondamentale ou de base de la région. C'est la seule qui nous intéresse ici. De considérations théoriques tirées de l'étude histologique des terminaisons nerveuses cutanées et de la

loi de Lapicque du rapport inverse de la chronaxie et du calibre des éléments nerveux, je tire l'hypothèse que la chronaxie de choc appartient aux corpuscules de Pacini, situés dans l'hypoderme, et que ces corpuscules doivent être les organes de la sensibilité tactile. Les corpuscules de Meissner, situés dans les papilles du derme, éléments de calibre intermédiaire à celui des corpuscules de Pacini et à celui des terminaisons libres les plus fines, auraient la chronaxie moyenne (5 fois la chronaxie de choc) et les terminaisons libres, les plus fines auraient la plus grande chronaxie (10 fois la chronaxie de choc) ».

Le point actuel entre la position des auteurs allemands et celle de G. Bourguignon est encore difficile à définir. Aucun accord ne peut être tenté en ce qui concerne l'existence d'une chronaxie cutanée de chaleur. Par contre, il semble que l'on puisse faire correspondre, d'une part les chronaxies de choc et des *Druckpunkte*, et d'autre part celles de fourmillement et des *Schmerzpunkte*. Mais le désaccord persiste au sujet des limites des valeurs normales et de l'existence ou non de variation régionales. H. Altenburger, de même que H. R. Müller, de même que H. Quincke et J. Stein et de même que D. A. Markow, nient toute systématisation régionale mais admettent que les limites des variations normales sont proportionnellement plus étendues que celles des chronaxies motrices. C'est ainsi que les publications contemporaines de H. Altenburger et de D. A. Markow donnent les valeurs suivantes très concordantes.

	H. Altenburger	D. A. Markow
Druckpunkt	0°06 à 0°43	0°05 à 0°46
Schmerzpunkt	0°13 à 0°84	0°12 à 0°90

D'autre part, certaines causes d'erreur doivent être connues, et H. Altenburger a insisté sur elles dans son rapport au XXI^e Congrès des Neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932), telle l'élévation des seuils, rangée par V. von Weizsäcker et J. Stein dans leur « *Schwel-lentabilität* » pathologique, mais retrouvée à l'état normal par H. Ruffin et par K. M. Walthard, telle la possibilité d'une certaine sommation, la chronaxie semblant baisser pour une fréquence croissante (H. Altenburger).

Il est à remarquer, par contre, que, jusqu'à présent, tous les auteurs allemands sont d'accord pour nier toutes différences au point de vue sensitif entre les côtés droit et gauche du corps humain.

LES RÉFLEXES ÉLÉMENTAIRES A L'ÉTAT NORMAL

La notion de l'isochronisme sensitivo-moteur régional, à l'état normal, a conduit G. Bourguignon à proposer des lois chronaxiques générales des réflexes.

INTERPRÉTATION CHRONAXIQUE DES LOIS DE PFLÜGER. — Contentons-nous de citer encore un résumé personnel de G. Bourguignon :

« L'isochronisme sensitivo-moteur régional rend compte de la première loi de Pflüger, celle de *la localisation des réflexes* : pour une excitation faible, seuls les muscles isochrones aux nerfs sensitifs excités répondent.

« Mais Lapique a démontré que si l'isochronisme neuro-musculaire est la condition du fonctionnement optimum des systèmes, le fonctionnement peut encore exister, quoique plus difficile, tant que le rapport de la chronaxie des fibres nerveuses à celle des fibres musculaires ne dépasse pas $1/2$ à $1/3$. Or, c'est précisément là le rapport de la chronaxie d'une région à celle de la région voisine. Par conséquent, en augmentant l'intensité de l'excitation des nerfs sensitifs, on pourra obtenir une réponse dans les muscles de la région voisine, non isochrones avec les nerfs sensitifs excités, mais dont la chronaxie est dans le rapport de $1/2$ à $1/3$ avec celle des nerfs sensitifs excités. On comprend ainsi la deuxième loi de Pflüger, celle de *la diffusion des réflexes*, qui aboutit par diffusion de proche en proche à la troisième loi, celle de *la généralisation des réflexes*.

« Ainsi, du fait de la chronaxie, les lois empiriques des réflexes de Pflüger reçoivent une interprétation rationnelle. »

LE RÉFLEXE CUTANÉ PLANTAIRE NORMAL CHEZ L'HOMME APRÈS 18 MOIS. — G. Bourguignon a mis en évidence, chez l'homme normal, la relation suivante (seules les valeurs moyennes sont considérées) :

Chronaxie des extenseurs des orteils	0 ^σ 25
Chronaxie sensitive des nerfs plantaires	0 ^σ 50
Chronaxie des fléchisseurs des orteils	0 ^σ 50

Le réflexe plantaire normal de Vulpian, qui se fait en flexion, correspond ainsi à un isochronisme sensitivo-moteur.

Disons dès maintenant que la démonstration a pu être inversement complétée par le fait que la lésion pyramidale pure entraîne chez l'hémiplégique un renversement des deux chronaxies motrices :

Chronaxie des extenseurs des orteils	0 ⁵ 50
Chronaxie sensitive des nerfs plantaires	0 ⁷ 50
Chronaxie des fléchisseurs des orteils	0 ² 25

Le réflexe plantaire d'un tel hémiplégique se fait en extension, il est devenu le signe de Babinski. Le parallélisme du sens du réflexe avec l'inversion du rapport des chronaxies motrices et avec l'isochronisme sensitivo-moteur est évident.

La démonstration a pu être poussée plus loin encore par l'étude du réflexe plantaire chez l'enfant, avant dix-huit mois (réflexe en extension), et par l'étude du réflexe plantaire, normalement en extension, du chat et du lapin.

Partout, G. Bourguignon a trouvé un rapport des chronaxies des muscles antagonistes inverse de celui de l'homme normal.

Nous nous en tiendrons provisoirement à ceci, parce que :

1° La question du réflexe plantaire pathologique, en extension, chez l'homme adulte (signe de Babinski) est plus complexe encore et G. Bourguignon lui-même distingue maintenant, comme nous le verrons, trois variétés différentes de signes de Babinski.

2° La question du réflexe plantaire normal en extension chez les mammifères exigerait d'être reprise dans son ensemble. Personnellement, nous avons fait chez le chien et chez le singe plusieurs centaines de mesures du rapport des chronaxies extenseurs-fléchisseurs des orteils. Or, la comparaison avec le réflexe plantaire correspondant est très délicate ; d'une part, ce réflexe est *très difficile à rechercher* chez ces animaux ; d'autre part, le sens de la réponse n'est pas uniforme ; de même, le rapport des chronaxies des antagonistes n'est pas toujours fixe, et peut ne pas présenter la même valeur au niveau des quatre pattes. Ceci se rattache d'ailleurs à la question déjà réservée de la disposition symbolique différente des pattes antérieures et postérieures ; nous y reviendrons à la fin de cet ouvrage.

3° Enfin et surtout, l'étude du signe de Babinski méritera d'être reprise dans notre deuxième partie, car G. Bourguignon avait, en réalité, rencontré là l'exemple le plus net de modifications chronaxiques par subordination, avant même que la notion de cette dernière fût explicitée.

L'INTERPRÉTATION DES RÉFLEXES TENDINEUX. — L'étude chronaxique a permis à G. Bourguignon d'intéressantes constatations sur les réflexes tendineux. Laissons-lui encore la parole :

« S'il y a des discussions sur leur nature, la chronaxie résout la question, au moins partiellement.

« C'est la pathologie qui m'a mis sur la voie. Un jour, j'ai eu à examiner un malade qui avait une atrophie localisée exclusivement au quadriceps crural d'un côté. Or, de ce côté, la percussion du tendon rotulien ne provoquait aucune contraction du quadriceps, mais il y avait une extension de la jambe par contraction exclusive du couturier. L'étude des chronaxies a montré que le couturier avait sa chronaxie normale, tandis que le quadriceps crural avait une chronaxie notablement augmentée.

« Peu de temps après, en examinant un malade atteint d'une poly-névrite éthylique en voie de guérison, la recherche du réflexe achilléen d'un côté ne donnait aucune flexion plantaire du pied, mais il y avait une flexion nette des orteils. Les chronaxies du triceps sural étaient augmentées, celles de tous les fléchisseurs des orteils étaient normales.

« Ainsi, la percussion du tendon rotulien dans un cas, du tendon d'Achille dans l'autre, déterminait la contraction de muscles non insérés sur ces tendons, mais de même chronaxie que les muscles qui, normalement, se contractent dans ces réflexes, mais ne se contractent plus parce que leur chronaxie est augmentée.

« Devant ces faits, je me suis demandé si, à l'état normal, la percussion d'un tendon ne mettrait pas en jeu d'autres muscles que celui dont on percute le tendon, mais du même groupe fonctionnel et chronaxique.

« C'est ce que l'expérience m'a donné. Chez les sujets normaux, si on prend la précaution de palper la cuisse pendant la percussion du tendon rotulien, ou de fixer le pied pendant la recherche du réflexe achilléen, on constate que, toujours, dans le réflexe rotulien, il y a contraction simultanée du quadriceps crural et de tous les muscles antéro-internes de la cuisse, et dans le réflexe achilléen il y a contraction simultanée de tous les muscles postérieurs de la jambe et du pied, c'est-à-dire de tous les muscles du segment isochrones avec le muscle dont on percute le tendon.

« En explorant minutieusement la face antéro-interne de la cuisse

et la face postéro-interne de la jambe, on arrive toujours à trouver un point où l'excitation donne une sensation de fourmillement ou de choc qui se localise, dans la profondeur, dans la région de l'insertion du tendon percuté. La chronaxie de ce filet sensitif qui innerve le tendon et la région de son insertion, est égale à la chronaxie des muscles isochrones avec le muscle dont on percute le tendon.

« Le réflexe dit « radio-périosté » prend, à la lumière de ces faits, toute sa signification.

« Dans ce réflexe, on obtient simultanément la contraction de tous les muscles isochrones du segment proximal, fléchisseurs de l'avant-bras. Or, j'ai depuis longtemps découvert un filet nerveux sensitif qu'on peut exciter sur le bord interne du long supinateur, à peu près à l'union du corps musculaire et du tendon, et dont l'excitation détermine une sensation de choc ou de fourmillement, profonde, localisée à la styloïde radiale au niveau des insertions du tendon du long supinateur. Or, ce filet nerveux, quoique situé à l'avant-bras, a la chronaxie de 0⁷06 à 0⁷14, qui est celle des muscles fléchisseurs de l'avant-bras, au segment proximal. C'est donc l'excitation des terminaisons nerveuses de ce filet sensitif, qui détermine le réflexe dit « radio-périosté » : en réalité, il s'agit du réflexe du tendon du long supinateur, dans lequel se contractent, non seulement ce muscle, mais tous les muscles isochrones avec ce nerf sensitif.

« Il n'y a donc maintenant aucune différence entre ce réflexe et les réflexes dont l'origine tendineuse ne fait pas de doute.

« Dans tous les réflexes tendineux, la loi est donc toujours la même : la loi de l'isochronisme sensitivo-moteur régional les conditionne, et il y a toujours contraction simultanée de tous les muscles isochrones avec le nerf sensitif du tendon percuté.

« Si nous nous rappelons que les seuls éléments sensitifs des tendons et des muscles sont des corpuscules de Pacini, que ce sont ces corpuscules qui dans la peau sont isochrones avec les muscles de la région, nous pouvons conclure qu'il n'y a aucune différence entre les réflexes tendineux et cutanés et dire : « Tout réflexe, tendineux ou cutané, est constitué par la contraction simultanée de tous les muscles de même chronaxie que les corpuscules de Pacini excités ».

« En pathologie, toute abolition de réflexe tendineux, tout renversement de réflexe tendineux, toute abolition partielle de réflexe tendineux, c'est-à-dire abolition de la contraction d'une partie des muscles se contractant normalement dans un réflexe tendineux, est toujours

expliquée par les variations des chronaxies motrices et sensitives, les muscles qui se contractent étant toujours isochrones, normalement ou pathologiquement, avec les nerfs sensitifs du tendon percute.

« La signification physiologique des réflexes tendineux et cutanés est donc exactement la même.

« Il est certain maintenant que le réflexe tendineux est un vrai réflexe, puisqu'on voit se contracter des muscles que la percussion du tendon voisin ne peut exciter mécaniquement.

« Y a-t-il cependant un élément d'excitation mécanique directe dans le muscle dont on percute le tendon ? Cette question ne peut être résolue par la chronaxie. Elle doit rester en suspens jusqu'à ce que d'autres recherches portant sur les inscriptions graphiques de la contraction, sur les temps perdus, sur la variation négative, aient permis de la résoudre ».

Une remarque exige cependant d'être faite, croyons-nous, au sujet des réflexes, c'est que toutes les interprétations précédentes ne tiennent pas compte, provisoirement, des neurones intercalaires, en particulier des neurones médullaires. Or, nous allons voir que ceux-ci, d'après L. Lapicque chez l'animal et d'après L. Delherm et H. Fischgold chez l'homme, possèdent des chronaxies plus élevées et fonctionnent selon un autre mode que l'isochronisme. Pour la simplicité de l'exposé, mieux valait considérer que tout résidait dans la chronaxie du neurone sensitif, point de départ de l'excitation, et dans celle du neurone moteur qui en constitue le point d'arrivée. A ne considérer que ces deux neurones, la loi de l'isochronisme semble parfaitement suffire.

CHAPITRE VI

CHRONAXIE DES NEURONES CENTRAUX ET DES NEURONES VÉGÉTATIFS

SYSTÈMES A EXCITABILITÉ ITÉRATIVE

Tout ce que nous avons envisagé jusqu'à présent ne concerne que le système cérébro-spinal, ou mieux, une partie de celui-ci seulement.

En réalité, la quasi-totalité du système végétatif et la majorité des neurones centraux ne fonctionnent pas d'une manière aussi simple. Ici une excitation unique cesse d'être efficace et le fonctionnement va prendre le type que L. Lapicque a appelé *itératif*, type dans lequel il est indispensable de répéter, à intervalles réguliers, des excitations convenablement choisies pour obtenir une réponse de l'organe innervé. La réalisation pratique d'une telle modalité d'excitation a été effectuée par L. Lapicque, grâce à l'interposition dans le circuit d'un cylindre à cames. H. Quincke et J. Stein ont utilisé avec succès un moteur à vitesse constante, avec plaque tournante.

Dans ces conditions, chaque excitation, ou mieux chaque stimulus, présente bien une intensité telle que chacun excite le nerf correspondant, mais l'organe terminal ne répond pas, ou mieux ne répond qu'à partir d'une certaine *sommation*, terme créé par Setschenow en 1868. Un phénomène voisin a été étudié par Charles Richet, sur la pince de l'écrevisse, en 1877; il l'avait désigné sous le nom d'*addition latente*. Le phénomène général a été étudié par Keith Lucas (1910) et surtout par L. Lapicque, seul ou avec M. Lapicque ou avec A. et B. Chauchard. Il a pu donner, en 1923, une théorie complète, avec expression mathématique précise, du phéno-

mène. « La base de cette théorie est la suivante : chaque excitation laisse dans le tissu vivant un « résidu d'excitation », de sorte que si on utilise un rythme de stimulation tel que chaque stimulus se répète avant que l'action dans le nerf du stimulus précédent se soit effacée, il pourra se produire une addition des résidus d'excitation » (H. Mazoué).

Les notions fondamentales dans ce domaine se réduisent à ceci :

La loi de l'isochronisme ne joue plus.

L'excitation itérative est le mode d'excitation efficace.

Le temps de sommation est la caractéristique chronologique de l'organe.

L'application de ces données a été remarquablement féconde, spécialement en ce qui concerne le *réflexe médullaire croisé*, analysé de la sorte pour la première fois par L. et M. Lapicque en 1912. Les variations de ce réflexe firent l'objet de nombreuses recherches ultérieures, en particulier de H. Mazoué, dont la thèse de 1930 donne l'état de la question à cette date.

Pareille application fut faite au système végétatif, dès 1912, par L. Lapicque et I. Meyerson pour le pneumogastrique en tant qu'inhibiteur cardiaque, et par L. Lapicque et Boigey pour les nerfs vaso-moteurs. Ultérieurement d'autres applications furent réalisées par A. et B. Chauchard, dans de nombreux travaux, que nous retrouverons en partie.

Il ne saurait être question de reprendre ici l'étude détaillée de tout ce domaine d'excitabilité, pour lequel nous renverrons aux diverses publications de A. et B. Chauchard, au rapport de J. Stein au XXI^e Congrès des Neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932), ainsi qu'à la monographie, déjà citée, de H. Quincke et J. Stein (*in Ergebn. der Physiol.*, 1932), spécialement en ce qui concerne la respiration, la circulation et les différentes fonctions viscérales. Le point actuel de la question a été récemment condensé par L. Delherm, H. Morel-Kahn et J. Bernard, au point de vue théorique, et par H. Fischgold, J. Lefebvre et J. Bernard (1936), au point de vue de l'électro-physiologie végétative humaine ; nous reproduirons leurs résumés qui comportent certaines remarques intéressantes au point de vue de l'électrophysiologie humaine et, à ce titre, intéressera plus spécialement les neurologistes :

« Les travaux de Lapicque et son école ont conduit Delherm et Fischgold à vérifier chez l'homme les lois d'excitation de la moelle et du système nerveux végétatif (« Les nouvelles conceptions en électrologie et leur influence thérapeutique ». Rapport au Congrès des Médecins Electroradiologistes de Langue française, Bruxelles, 1935).

« Les réflexes médullaires à point de départ cutané peuvent être déclenchés par l'excitation électrique. Si la moelle a perdu ses connexions avec les centres nerveux supérieurs, l'excitation ne sera efficace que si elle est répétée, réitérée à court intervalle ; on observe dans ces conditions que l'augmentation du nombre ou de la fréquence des stimuli permet de baisser le voltage nécessaire pour produire le réflexe au seuil (voltage liminaire). Si la moelle a conservé ses connexions, l'excitation isolée peut être efficace ; mais là encore l'augmentation du nombre ou de la fréquence des stimuli permet de faire une « économie de voltage », de diminuer le voltage liminaire. L'étude des variations du voltage liminaire en fonction de la fréquence et du nombre des stimuli permet ainsi d'établir une loi des intervalles et une loi des nombres ; ces lois, bien établies chez l'animal, ont pu être vérifiées chez l'homme sur les réflexes crémastérien, abdominal et palmo-mentonnier.

« L'établissement d'une « loi des nombres » montre que plus les stimuli sont nombreux, plus le voltage liminaire baisse. Mais au-dessus d'un certain nombre de stimuli, bien déterminé pour une fréquence donnée, l'augmentation du nombre de ces stimuli ne permet plus une économie de voltage : le voltage liminaire reste constant. Le temps de passage des stimuli au delà duquel le voltage liminaire reste constant est caractéristique du centre réflexe étudié : c'est le temps de sommation.

« On a cherché à donner une interprétation de la loi des nombres et de la loi des fréquences permettant de mieux comprendre le fonctionnement du réflexe médullaire.

« On peut supposer que pendant l'excitation itérative du nerf centripète, chaque stimulus produit un influx nerveux, un état d'excitation qui met un certain temps à disparaître. Si l'intervalle entre deux stimuli est assez petit, l'excitation suivante trouve encore dans le neurone un reste, un décrétement d'excitation. Ainsi chaque nouvelle excitation est renforcée par le décrétement de l'excitation précédente et il y a sommation des états d'excitation réitérés. Grâce à ce processus, un stimulus isolé totalement inefficace, ou inefficace pour un voltage

liminaire donné, devient efficace pour un voltage inférieur si les excitations sont assez rapprochées et assez nombreuses.

« Si l'on considère le plus petit nombre de stimuli efficace avec le voltage minimum, le temps de passage de ces stimuli constitue le temps de sommation. « Ce temps de sommation est la caractéristique chronologique d'un appareil nerveux ou neuro-musculaire à fonctionnement itératif, comme la chronaxie est la caractéristique de temps du nerf et du muscle périphérique ».

« Le fonctionnement itératif de la moelle, c'est-à-dire la nécessité d'excitations répétées pour produire le réflexe conduit à la notion d'hétérochronaxie. Le neurone sensitif et le neurone moteur ont des chronaxies petites et égales ; s'ils étaient directement articulés, une excitation unique suffirait à déclencher le réflexe, car on sait que l'influx nerveux peut se propager à travers des voies isochrones. Or, nous avons vu que l'excitation unique était inefficace ; si l'on admet que chaque stimulus accroît en quelque sorte l'influx nerveux, c'est qu'il y a nécessité pour celui-ci à vaincre comme une résistance interposée entre les deux neurones et qui serait un appareil nerveux, des neurones intercalaires à chronaxie élevée.

« On a pu établir que le temps de sommation, déterminé par l'établissement de la loi des nombres, est un multiple de cette chronaxie.

« Grâce à l'étude du fonctionnement itératif (loi des nombres, loi des intervalles), nous disposons d'une technique assez rigoureuse pour étudier les variations de l'excitabilité de la moelle ; on peut ainsi espérer pouvoir mettre en évidence des syndromes chronaxiques centraux qui constitueront un complément utile de l'examen clinique.

« L'étude de l'excitabilité du système végétatif et des organes à fibres lisses permet de vérifier que le fonctionnement itératif d'un système traduit bien l'hétérochronisme de ses constituants. C'est ainsi que la chronaxie du pneumogastrique chez le chien est de 1° , alors que les fibres lisses auxquelles aboutit ce nerf ont une chronaxie beaucoup plus grande, de l'ordre de 500° . Il y a hétérochronisme entre les nerfs du système autonome et les muscles lisses des vaisseaux ou des viscères. Or, l'excitation électrique du nerf devra être répétée un grand nombre de fois à court intervalle pour amener une contraction de la fibre lisse. C'est donc bien que le fonctionnement itératif implique l'hétérochronisme.

« Le fonctionnement itératif du système autonome sympathique et parasympathique est de même nature que le fonctionnement itératif des réflexes médullaires ; comme lui, il comporte une loi des nombres et une loi des intervalles. Il a permis quelques recherches sur cette conception si fertile de la transmission chimique de l'excitation nerveuse. On a pu, en effet, sur un organe à innervation sympathique, étudier les variations de l'excitation par rapport à la fréquence des stimulations électriques d'une part, et par rapport au degré de concentration d'une solution d'adrénaline d'autre part ; les courbes obtenues sont sensiblement superposables. On peut donc supposer que dans cette expérience l'excitation du sympathique aboutit à la sécrétion d'une substance chimique identique à l'adrénaline.

« Chez l'homme, on a pu explorer le système végétatif de la peau en produisant par stimulation électrique une vaso-dilatation et une réaction pilo-motrice (Lefebvre) qui suivent en tout la loi du fonctionnement itératif. On a pu constater que le seuil rhéobasique de la vaso-dilatation (qui dépend du parasympathique) diminue de bas en haut ; le seuil pilo-moteur (qui dépend du sympathique) diminue au contraire de haut en bas : l'antagonisme des deux systèmes se manifeste donc dans la peau par une variation en sens inverse du voltage rhéobasique.

« Ainsi, les travaux de Lapique et ses élèves fournissent les bases d'une nouvelle conception du système nerveux et de plusieurs techniques d'électro-diagnostic. En attendant de voir se développer leurs conséquences thérapeutiques, constatons qu'ils apportent une signification physiologique nouvelle à d'anciennes modalités de l'électrothérapie classique trop souvent méconnues comme le courant continu et le courant faradique. Le courant continu peut exciter la fibre lisse à condition que son passage dure au moins dix secondes ; c'est du reste ce que la pratique du lavement électrique a montré à Delherm. Le courant faradique, courant à ondes brèves et répétées est le courant qui excite les systèmes itératifs ; l'application de courant faradique agit sur les viscères par l'intermédiaire du nerf. Dans le traitement du goitre exophtalmique, le courant faradique préconisé depuis longtemps par Vigouroux stimule le sinus carotidien dont l'excitation itérative produit la bradycardie. Le traitement des entorses par le même courant faradique se réduit à l'excitation des fibres sympathiques vaso-constrictives ; Leriche a montré, en

effet, que le trouble essentiel post-traumatique est une paralysie du sympathique ».

Complétons par les deux passages suivants de l'article de H. Fischgold, J. Lefebvre et J. Bernard, dont le premier résume des résultats déjà classiques, et dont le second précise les constatations récentes de ces auteurs, chez l'homme :

« ... en une longue suite de travaux échelonnés depuis 1921 (Lapicque et son école, surtout A. et B. Chauchard, Frédéricq), on a pu déterminer sur l'animal les lois du fonctionnement de la plupart des systèmes organo-végétatifs. Nous consignons ces résultats dans le tableau ci-dessous :

	CHRONAXIE DU NERF VÉGÉTATIF				CHRONAXIE DE L'ORGANE D'ABOUTIS- SEMENT EN σ
	Sympathique		Parasympathique		
	Chronaxie en σ	Temps de somma- tion en secondes	Chronaxie en σ	Temps de sommation en secondes	
Pupillo-dilatateurs :					
Fibres préganglionnaires .	2,5	4 sec.	»	»	»
Fibres postganglionnaires .	1,5		»	»	»
Pupillo-constricteurs :					
Fibres préganglionnaires .	»	»	0,8	»	»
Fibres postganglionnaires .	»	»	0,25	excit. unique	»
Glandes sous-maxillaires :					
Vaso-dilatation	»	»	1 à 2	4 à 5 sec.	»
Sécrétion	1 à 1,5	10 sec.	0,5	8 sec.	»
Cardio- { chien	»	»	1	2 sec.	»
inhibiteur { tortue	»	»	5 à 8	»	»
grenouille	»	»	2	»	»
Cardio-accélération, gre- nouille	2	1 sec.	»	»	»
Rate, contraction	3,2	6 sec.	»	»	1.500
Rein, contraction	1	6 sec.	»	»	»
Intestin	»	»	2	excit. unique	»
Vessie { Trigone	2	3 sec.	»	»	»
Voûte	»	»	0,57	excit. unique	0,57
Vaso-dilatation cutanée	»	»	»	7 sec.	»
Vaso-constriction, chien	1,6	8 sec.	»	»	500
Grand splanchnique	1 à 2	3 sec.	»	»	»
Pilo-moteur	»	7 sec.	»	»	»

« En regardant ce tableau, on est frappé de l'énorme décalage entre la chronaxie de la fibre végétative et celle de l'organe d'aboutissement.

« On ne trouve, parmi les chiffres déjà publiés, qu'un seul viscère, dont la fibre musculaire a la même chronaxie que la fibre nerveuse : c'est la vessie ($\tau = 0,57$). Or, la vessie a un fonctionnement volontaire, qui implique une transmission isochrone de l'influx nerveux et une excitation non itérative, par stimulus isolé.

« Par l'étude des réflexes, on a pu préciser la chronaxie des fibres sensibles et les lois de sommation des centres, le réflexe organo-végétatif se comportant comme un réflexe de la vie de relation. »

	VOIE AFFÉRENTE	CHRONAXIE en σ	TEMPS DE SOMMATION
Réflexes de Goltz.	nerf splanchnique	0,4	excit. unique
Inhibiteur de la respiration .	pneumogastrique	0,4 à 0,7	4 secondes
Dépresseur de Cyon.	nerf dépresseur	0,2 à 0,7	3 secondes
Effet dépresseur.	nerf de Hering	0,4	4 à 8 secondes
Effet cardio-modérateur . . .		1 à 1,8	
Réflexe moteur de la vessie	nerf hypogastrique	0,3 à 0,4	3 secondes
Réflexe vaso-moteur		1,1 à 0,9	8 secondes
Réflexe pilo-moteur (homme).		2	6/10 seconde
	nerf sensitif	2	excit. unique

L'électrophysiologie neuro-végétative chez l'homme. — « Chez l'homme, avant l'excitation électrique, de nombreux excitants ont été mis en jeu.

« Le système neuro-végétatif est facilement mis en branle par les simples excitants mécaniques et, en particulier, la compression : cette dernière agit au sinus carotidien (bradycardie et hypotension), à l'œil (réflexe oculo-cardiaque), à l'épigastre (réflexe solaire).

« Les excitants thermiques agissent surtout à la périphérie (vaso-dilatation du chaud, vaso-constriction et érection pileaire du froid).

« Mais les études expérimentales ont été faites surtout grâce aux agents pharmacodynamiques ; on avait distingué les excitants et les paralysants : Lapicque défend la dénomination beaucoup plus logique de sympatho-mimétiques, de vago-mimétiques et d'antagonistes.

CHRONAXIE DES NEURONES CENTRAUX

	MIMÉTIQUES	ANTAGONISTES
Sympathique. . .	Hordénine.	Alcaloïdes de l'ergot, yohimbine (diminuent la chronaxie des muscles lisses).
Parasympathique .	Pilocarpine, muscarine, choline, éserine, ion K (diminuent puis augmentent la chronaxie des muscles lisses ; augmentent la perméabilité cellulaire).	Atropine, ion Ca (augmentent la chronaxie, diminuent la perméabilité cellulaire).

« Ces données ont été le point de départ de l'étude de nombreuses épreuves pharmacodynamiques à l'atropine, à l'éserine, à la pilocarpine, à l'adrénaline, qui toutes tendent à étudier l'excitabilité globale de chacun des deux systèmes végétatifs.

« L'excitant électrique présente un intérêt spécial, parce qu'on peut le localiser, le doser et le mesurer ; il ne modifie pas d'une manière durable le tissu sur lequel il s'exerce, et il est probable qu'il se rapproche de l'influx physiologique dont la nature électrique ne fait plus aucun doute. Mais les difficultés de cette technique chez l'homme sont grandes ; elles tiennent :

1° A l'excitation *percutanée*, nécessitant de grands voltages, et obligeant à trouver un *point moteur* précis.

2° A l'emplacement profond des nerfs et organes que l'on voudrait exciter. Cependant, nous rappelons que Duchenne de Boulogne excitait le vague à l'aide d'une sonde introduite au cardia.

3° A la nécessité d'une *forte rhéobase* ; les nerfs organo-végétatifs ayant en général une excitabilité plus faible que les nerfs et les muscles de la vie en relation.

4° A la *chronaxie* plus grande des nerfs organo-végétatifs, entraînant des temps de passage du courant relativement longs qui vont exciter les systèmes nerf-muscle strié voisins, et gêner l'observation des seuils.

« Déjà en 1928, Chauchard et Hurynowicz étudiaient les lois de sommation des nerfs vaso-constricteurs de l'artère radiale. Le pouce était placé entre les deux valves d'un pléthysmographe en communication avec un manomètre à eau. Les auteurs prenaient comme seuil un abaissement de niveau de 4 à 5 millimètres dans le mano-

mètre. Ils ont étudié 15 sujets normaux et ont trouvé une chronaxie nerveuse de 1° et un temps de sommation de trois secondes ; la courbe des intervalles est beaucoup plus relevée que pour le grand splanchnique du chien.

« Nous avons repris ces expériences avec le pléthysmographe digital de Hallion, et chez des sujets normaux nous avons trouvé un temps de sommation de trois à quatre secondes, une chronaxie nerveuse de 0,5 à 1° et des courbes d'intervalles relevées.

« On voit nettement s'inscrire sur la courbe d'un sujet une période réfractaire importante presque absolue pour $1/20^{\circ}$ de seconde.

« Nous avons étudié une malade atteinte d'acro-asphyxie avant et après bain chaud. La capacité chronaxique n'a pas été modifiée, mais la courbe des intervalles s'est aplatie, le temps de sommation a diminué.

« Enfin, nous signalons que l'excitation du sympathique périartériel de la radiale entraîne d'une part une diminution de volume du pouce que nous prenons comme seuil, d'autre part une diminution de l'amplitude des oscillations normales synchrones au pouls.

« La vaso-constriction est obtenue avec des voltages rhéobasiques très faibles.

« Les nerfs *pilo-moteurs* sont difficilement excitables ; ils nous ont donné un temps de sommation de l'ordre de six secondes, des courbes d'intervalles très redressées avec une période réfractaire absolue de l'ordre de $1/100^{\circ}$ de seconde. D'autre part, nous avons constaté à ce sujet l'existence d'une *excitabilité rémanente* ; la région excitée devenant de plus en plus facilement excitable.

« Le système *pilo-moteur* a été pour nous l'occasion d'exciter électriquement le *réflexe pilo-moteur*.

« La vaso-dilatation (qui se produit pour les uns par un réflexe d'axone, pour d'autres par l'excitation de fibres vaso-dilatatrices homologues du parasympathique spinal) a été étudiée. Nous avons déterminé la production d'un érythème seuil.

$1/20$	$1/40$	$1/3$ seconde	Temps de sommation
140	170	320 volts	7 secondes

« En excitant le ganglion cervical supérieur chez une basedowienne, nous avons obtenu une mydriase avec pâleur de l'oreille, mais la difficulté nous paraît grande de déterminer un seuil.

« Enfin, nous avons cherché à mettre en évidence, sans succès, l'excitabilité électrique du sinus carotidien chez un sujet présentant un réflexe de Hering très fort. Cet échec dans un cas où la simple compression du sinus déterminait un arrêt du cœur de quelques secondes montre que le système végétatif se comporte d'une manière extrêmement variable envers les divers excitants ; le terme d' « excitabilité » tout court, appliqué au système végétatif, nous paraît perdre toute signification. »

Enfin, il convient de signaler que, dans le domaine du système végétatif, la notion de chronaxie a pu être étendue, mais d'une manière qui provoque les plus formelles réserves de la part de L. Lapicque, en dehors du domaine de l'excitation électrique. A titre d'exemple, mentionnons simplement le travail de E. L. K. Zeldenrust (1931), fait à la Clinique Ophtalmologique d'Amsterdam, sur le réflexe pupillaire à la lumière. Etudiant l'excitation la plus adéquate (excitation lumineuse), et grâce à un appareil assez complexe spécialement construit : le chrono-pupilloscope, cet auteur a pu définir une photobase (par analogie avec la rhéobase), et mesurer ce qu'il croit être une chronaxie. Chez 26 sujets normaux, cette chronaxie était, dans 15 cas, de 36° à 45° , dans 7 cas de 46° à 51° et dans 4 cas inférieure à 36° . Ajoutons que, pour cet auteur, une variation de cette chronaxie précéderait celle de la photobase, lors de la phase initiale du signe d'Argyll-Robertson.

CHAPITRE VII

CHRONAXIES SENSORIELLES

Nous ne ferons qu'effleurer rapidement le domaine des chronaxies sensorielles, à seule fin de le faire figurer dans ce rappel d'ensemble.

CHRONAXIES OPTIQUES

Le mérite des premiers essais dans ce domaine revient à G. Bourguignon et R. Déjean (1925).

Voici un bref résumé récent de cet auteur concernant les organes sensoriels, et d'abord la vision.

« Parmi les nerfs sensoriels, en dehors des terminaisons cutanées, je n'ai réussi jusqu'à présent à mesurer que le système optique et le nerf vestibulaire.

« Dès maintenant cependant, il apparaît que les nerfs sensoriels ont des chronaxies plus grandes que les systèmes moteurs. Déjà, dans les nerfs cutanés, nous avons vu que la chronaxie du fourmillement, qui doit être celle des organes de la douleur, et la chronaxie de la sensation de chaleur, sont l'une cinq fois et l'autre dix fois plus grande que la chronaxie musculaire. Les chronaxies musculaires allant de 0[°]06 à 0[°]72, les chronaxies du fourmillement vont de 0[°]30 à 3[°]60 et les chronaxies de la sensation de chaleur vont de 0[°]60 à 7[°]2, suivant les régions.

« De toutes les sensibilités, seule la sensibilité tactile, dont les organes doivent être ceux qui donnent la sensation de choc au courant

électrique, est isochrone avec les muscles et participe à l'arc réflexe. Ce serait là proprement la sensibilité générale.

« a) SYSTÈME OPTIQUE. — Pour le système optique, le test est constitué par les phénomènes que détermine le passage du courant. L'excitation est faite avec la méthode monopolaire. La petite électrode est placée sur l'œil. On demande au sujet de regarder un point fixe pour immobiliser le globe oculaire.

« Dans une série de travaux, j'ai montré que, suivant la situation de l'électrode différenciée sur l'œil, le phosphène est localisé dans l'axe de l'œil ou latéralement. Les phosphènes centraux correspondent certainement à l'excitation de la *fovea* ; les phosphènes latéraux correspondent à l'excitation des régions périphériques de la rétine. La chronaxie des phosphènes centraux est de $2^{\circ}2$ à 3° ; celle des phosphènes latéraux ou périphériques est de $1^{\circ}2$ à 2° , $1/2$ ou $2/3$ environ de celle des phosphènes centraux. La grande chronaxie doit donc être celle des fibres de cônes, seuls éléments de la *fovea* ; la petite chronaxie doit être celle des fibres de bâtonnets : en effet, quand deux éléments de chronaxie différente voisinent, comme les cônes et les bâtonnets à la périphérie, c'est l'élément de petite chronaxie qui est excité le premier avec les ondes brèves. Comme, jusqu'à présent, il n'y a pas de différence qualitative entre les sensations produites par l'excitation des cônes et des bâtonnets, il n'y a aucun moyen de refaire sur la rétine l'expérience qui m'a permis de retrouver dans le nerf sensitif les deux chronaxies des sensations de choc et de fourmillement que j'avais découvertes dans la peau.

« On peut même aller plus loin dans l'analyse. Lorsque le sujet regarde devant lui, les phosphènes prennent naissance directement sous l'électrode : c'est ce que nous avons appelé les phosphènes locaux.

« Lorsqu'on fait regarder le sujet le plus possible en haut et en dehors, l'excitation faite dans l'angle interne de l'œil qui regarde en dehors donne des phosphènes dont les uns sont localisés à la périphérie du côté opposé à l'électrode et les autres au centre ; ce sont des phosphènes à distance.

« Quand ces phosphènes à distance sont centraux, la chronaxie est la même que pour les phosphènes centraux locaux ; quand ils sont localisés à la périphérie, la chronaxie est la même que pour les phosphènes locaux périphériques.

« Dans l'excitation locale, ce ne peut être qu'une excitation rétinienne qu'on fait ; dans l'excitation dans l'angle interne de l'œil, ce ne peut être qu'une excitation papillaire.

« Dans aucun cas, l'excitation ne doit porter sur les cônes et bâtonnets eux-mêmes, éléments sensoriels rigoureusement adaptés à l'excitation spécifique lumineuse ; mais, dans le cas des phosphènes locaux, l'excitation porte sur les neurones bipolaires, tandis que dans le cas des phosphènes à distance, ce sont les fibres du nerf optique qu'on excite, c'est-à-dire les neurones ganglionnaires. L'un est l'analogue des neurones périphériques, l'autre l'analogue des neurones centraux. Les chronaxies étant les mêmes dans les deux cas, on en conclut que les deux neurones sont isochrones, ce qui est conforme à la loi générale que nous avons exposée du fonctionnement élémentaire du système nerveux.

« La pathologie (1), en créant des écarts de chronaxie entre les deux neurones, apporte une preuve de notre interprétation ».

En partie confirmées la même année, par C. D. Verrijp, les conclusions de G. Bourguignon ont été critiquées en Allemagne, où les auteurs admettent l'ordre de grandeur des valeurs de cet auteur, mais nient la distinction de deux chronaxies et discutent la localisation de l'excitation.

H. Quincke et J. Stein protestent au nom de l'anatomie. B. Polland et J. Vitek (1927) admettent que le nerf optique est le siège de l'excitation, mais que la stimulation de la rétine est difficile à exclure. J. D. Achelis et J. Merkulow (1929) ne parviennent pas à localiser les phosphènes et pensent que l'excitation porte sur les voies centrales, à cause de la variation du seuil selon l'adaptation, fait que nous retrouverons plus tard. S. L. Last et F. Laubenthal (1932) concluent, de quatre-vingts mesures faites chez des sujets normaux, à l'absence d'une double chronaxie et soulignent les difficultés, même après éducation, à localiser les phosphènes. A signaler qu'ils n'avaient pas réussi à exciter le nerf optique chez des sujets à œil énucléé, mais ils n'avaient pas examiné de cas récents. F. Best (1932) a pu faire cette expérience lors même de l'opération ; le résultat fut négatif, fait confirmé par Hofe et Fischer.

(1) Ces arguments pathologiques pourront être trouvés dans une note de G. Bourguignon, M. Courland et R. Déjean, à l'Académie des Sciences (1926).

H. Ruffin (1932) trouve des valeurs basses, à la limite des chiffres antérieurement admis. Les recherches de H. Altenburger et F. W. Kroll (1930) méritent une place à part, car ces auteurs ont employé une excitation « adéquate », une étincelle émise dans l'obscurité dont ils déterminent l'intensité minima perceptible, puis ils recherchent avec une intensité double la durée minima de perception. Ces auteurs voient là un véritable homologue de la chronaxie, mais L. Lapicque fait toute réserve à ce point de vue. La loi d'excitation suit parfaitement la loi hyperbolique de Hoorweg. P. O. Markarow a décrit récemment (1935) une mesure de chronaxie optique avec une excitation également « adéquate ».

Notons cependant que A. Kreindler et I. Brecher (1932) ont, au contraire, confirmé les résultats de G. Bourguignon, et que ce dernier a maintenu ses opinions au XXI^e Congrès des Neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932).

Actuellement, et ceci est la conclusion de la revue générale de L. L. Mayer (1935), on est en droit d'admettre l'ordre de grandeur des chiffres obtenus par l'excitation électrique, mais le problème de la localisation du siège de l'excitation ne rencontre encore aucun accord.

Soulignons que nous avons réservé pour plus tard des notions, figurant dans certains des travaux précédents, de variations selon l'adaptation, selon certains médicaments, de labilité des seuils, etc..., car tout cela « sent » déjà la subordination.

CHRONAXIES LABYRINTHIQUES

Le problème des chronaxies labyrinthiques est plus ardu encore, et le terme de chronaxie mériterait même d'être refusé tant que ne sera pas connue la cellule excitée ; là encore, L. Lapicque renouvelle les plus expresses réserves. Par ailleurs, comme le remarquent J. D. Achelis (1931), puis H. Altenburger (1932), nous ne pouvons étudier, comme expression de l'excitation vestibulaire, que des effets *réflexes* se manifestant sur le reste du corps.

Quoi qu'il en soit, les premiers travaux dans ce domaine appartiennent encore à G. Bourguignon, avec R. Déjean. Donnons, pour

le nerf vestibulaire, la suite du mémoire de G. Bourguignon déjà cité dans les pages précédentes :

« *b*) NERF VESTIBULAIRE. — Pour le nerf vestibulaire, le test est le réflexe d'inclinaison de la tête, c'est-à-dire le seuil du vertige voltaïque.

« Pour rechercher la chronaxie vestibulaire, il faut modifier la technique du vertige voltaïque : on remplace les excitations progressives couramment employées par des fermetures brusques, comme pour toute recherche de chronaxie.

« La méthode la plus commode est la méthode bi-auriculaire. Il faut que les électrodes soient en argent chloruré électrolytiquement pour être impolarisables, et bien isolées l'une de l'autre. J'ai fait faire dans ce but une électrode bipolaire dont les deux électrodes sont soutenues par deux cerceaux d'ébonite suspendus à un casque analogue à celui qu'on emploie en T. S. F.

« A l'état normal, la chronaxie vestibulaire est la plus grande que j'aie rencontrée chez l'homme. Elle est comprise, en effet, entre 12^{σ} et 24^{σ} . Il est probable que ce sont les relations de ce nerf avec le système sympathique dans les réflexes végétatifs dont il est le point de départ qui entraînent cette grande chronaxie.

« Le nerf vestibulaire présente une autre particularité des plus intéressantes : c'est le seul nerf dans lequel j'ai pu mettre en évidence des différences individuelles. Bien que l'écart entre les valeurs extrêmes soit le même que pour tous les autres nerfs et muscles de l'organisme, cependant sur un même sujet, l'écart d'une mesure à l'autre est beaucoup plus petit. On peut donc diviser les sujets normaux en deux classes : suivant qu'ils ont une chronaxie vestibulaire comprise entre 12^{σ} et 16^{σ} ou entre 16^{σ} et 24^{σ} . J'ai pu me rendre compte que les sujets qui présentent une petite chronaxie vestibulaire sont des émotifs, tandis que ceux qui en ont une grande sont des sujets très calmes. Il y a donc là une caractéristique de la personnalité qui pourra jouer un rôle important dans les examens d'émotivité auxquels on soumet les sujets qui veulent être aviateurs ou exercer des professions où le sang-froid est exigé ».

Ajoutons que récemment (1933), G. Bourguignon a pensé pouvoir dissocier l'excitabilité de chaque canal semi-circulaire, chacun possédant une chronaxie différente. A l'état normal, l'inclinaison latérale de la tête fut le premier phénomène constaté parce que la rhéo-

base correspondante est la plus basse. En augmentant le voltage, G. Bourguignon a pu provoquer successivement le seuil du mouvement antéro-postérieur (salutation), puis celui du mouvement de rotation, obtenant ainsi deux chronaxies nouvelles : 6° à $10^{\circ}4$ (salutation) et $3^{\circ}1$ à $5^{\circ}6$ (rotation). Les trois chronaxies sont deux à deux, dans le rapport de 1 à 2 ; de plus, leurs valeurs symétriques sont toujours égales.

Plus récemment encore (1934), G. Bourguignon a pensé réaliser une excitation mono-auriculaire en plaçant la seconde électrode sur la mastoïde ; cette disposition lui donne pour chaque pôle une chronaxie différente, mais dont l'une est identique à celle obtenue par la méthode bipolaire. De l'étude de sujets ayant un labyrinthe détruit, il conclut que l'excitation porterait normalement sur le nerf et non sur les cellules sensorielles à cils (selon la supposition d'Hitzig). Enfin, un entrecroisement partiel des voies centrales de l'équilibration paraît probable.

Avec D. Bennati (1934), il a constaté que le chat se comportait exactement comme l'homme, alors que le lapin présentait des différences, qu'il faut peut-être attribuer au fait que la vision de cet animal est monoculaire et non binoculaire.

Les travaux de G. Bourguignon ont été discutés par plusieurs auteurs.

H. Altenburger (1932), tout en admettant l'ordre des grandeurs, ne croit pas à la différenciation de deux groupes d'individus. Des valeurs un peu inférieures ont été trouvées (entre 2° et 10°) par E. Altenburger (1932) mais par excitation monopolaire et avec des rhéobases très élevées. Au contraire, P. Vogel (1932), employant la technique de G. Bourguignon, a trouvé des valeurs comprises entre 10° et 20° . A. Kreindler (1932), utilisant un seuil différent, celui de la sensation de vertige, a obtenu, chez 20 sujets normaux, des chiffres allant de 4° à 9° , donc sensiblement la moitié des valeurs trouvées pour l'inclinaison de la tête.

Les faits sont devenus récemment plus complexes encore avec G. Marinesco et A. Kreindler (1935), qui reprennent à leur compte la remarque que la réponse d'un vestibule excité est un réflexe, et concluent que l'excitation doit être une excitation itérative et non une excitation unique. Ils étudient alors parallèlement, de cette manière, le réflexe d'inclinaison de la tête (réflexe vestibulo-spinal) et le

réflexe de vaso-constriction du bras (réflexe vestibulo-végétatif) apprécié par pléthysmographie (1). Le premier donne une chronaxie de 0·5 à 1·5, le second une chronaxie de 0·9 à 1·75. Des temps de sommation de 2 à 3 secondes pour le premier et de 4 à 5 secondes pour le deuxième caractériseraient l'excitabilité des centres bulbaires de l'appareil vestibulaire.

Tel paraît être le point actuel de cette question, en ce qui concerne l'excitabilité normale ; nous verrons plus tard les documents pathologiques, déjà assez nombreux.

CHRONAXIE AUDITIVE

En 1935, G. Gersuni, A. Volokhov et A. Andreef (de Leningrad) pensent avoir obtenu la mesure de la chronaxie auditive (cochléaire). Ils ont utilisé une technique d'excitation inspirée de celle de Brenner (1868). L'électrode active est représentée par un fil d'argent entouré d'une gaine de caoutchouc et plongé dans du sérum physiologique remplissant le conduit auditif externe ; l'électrode indifférente est fixée à la face postérieure de l'avant-bras. La décharge électrique détermine un bruit bref, équivalent au diapason au ton de 1.000 v. d. Dans ces conditions, la loi d'excitation est celle de Hoorweg et les auteurs ont mesuré, pensent-ils, une chronaxie.

Chez les sujets normaux, cette chronaxie est de 0·10. Chez trente malades, les valeurs ont été comprises, soit entre 0·24 et 0·38 (lésions de l'oreille moyenne), soit entre 0·62 et 1·55 (lésions de l'oreille interne). Etant donné l'identité de la sensation obtenue dans les trois catégories de sujets (à organe de Corti indemne ou détruit), les auteurs pensent que le lieu où porte l'excitation est le nerf cochléaire lui-même.

Peut-être peut-on même distinguer deux chronaxies, l'une pour le bruit, l'autre pour le son musical ; elles seraient dans le rapport de 1° à 1°5 ou 2°.

(1) Ce réflexe a été étudié par G. Marinesco, St. Draganesco, A. Kreindler et Baruch, in *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVI, p. 403, et 1932, CIX, p. 784 et 786.

CHRONAXIES GUSTATIVES

En 1927, A. et B. Chauchard ont fait connaître à l'Académie des Sciences les résultats de leurs recherches quantitatives sur l'excitabilité de l'appareil du goût chez l'homme. Ils ont résumé l'ensemble de la question, en 1933, dans leur article du *Traité de Physiologie normale et pathologique* de Roger et Binet (tome X, fasc. 2).

« La sensation gustative provoquée par le passage d'un courant électrique a permis à A. et B. Chauchard de mesurer la chronaxie de l'appareil du goût chez l'homme. Sur la nuque est appliquée une large anode constituée par une plaque d'argent qu'enveloppe une compresse de gaze imbibée de solution physiologique de chlorure de sodium. Comme cathode, on utilise une électrode impolarisable de type d'Arsonval-Lapicque ou bien un fil d'argent à extrémité mousse que l'on applique sur le point à exciter. La chronaxie déterminée par la méthode des condensateurs ou mesurée directement au chronaximètre de Lapicque est en moyenne, en millièmes de seconde, de 1,50 pour les papilles de la pointe de la langue, de 0,40 pour celles du V lingual. »

Remarquons qu'une telle inégalité des chronaxies des régions antérieure et postérieure de la langue est un argument en faveur de l'opinion des auteurs qui soutiennent une dualité d'origine de l'innervation sensorielle de la langue.

A noter que, dans un cas d'otite ancienne avec lésions du tympan, les auteurs précédents ont trouvé une élévation marquée de la chronaxie gustative de la zone antérieure de la langue.

En 1930, H. Schriever, utilisant le seuil de fermeture à la cathode active constituée par une petite sphère de platine posée sur la langue (un bain de pied formant électrode indifférente), a trouvé des valeurs de même ordre (2⁵/₄).

Récemment, en 1936, F. Pasteur, ignorant les travaux précédents, a employé la saveur métallique déterminée dans la bouche par le courant galvanique quand « un pôle au moins est à la face et l'autre sur une partie symétrique opposée quelconque du corps... Cette sensation a lieu d'une façon tout à fait élective du côté de l'électrode positive. » Il a trouvé ainsi une valeur de 2⁵/₃ à l'état normal. A propos de ce travail, H. Piéron a fait certaines réserves, les recherches

de Z. Bujas et de A. Chweitzer, dans son laboratoire, ayant montré que le problème de l'excitabilité électrique de l'appareil du goût est sans doute plus complexe. Pour ces derniers, certaines saveurs correspondent peut-être à l'excitation directe des origines nerveuses, tandis que d'autres résulteraient de l'électrolyse de la salive et du liquide intracellulaire. Il faut donc réserver la légitimité de ces déterminations chronaxiques, tant que n'aura pas été résolu le problème, déjà posé par A. von Humboldt, de la nature de l'excitation électrique du goût.

PREMIER BILAN

Nous arrêtons volontairement ici, la première partie de ce bilan des acquisitions chronaxiques. Nous croyons y avoir groupé l'essentiel des résultats obtenus de 1903 à 1923 et nous y avons ajouté la majorité des résultats comportant des valeurs fixes de chronaxie, découverts depuis cette date, de manière à édifier un ensemble aussi homogène que possible.

Un tel bilan est déjà réellement grandiose et riche en conquêtes précieuses. Mais tout y est mort, figé. D'ailleurs les mesures chez l'homme étaient faites dans l'intention d'éliminer toute variation des valeurs. Chez les animaux, le chercheur était plus à l'aise à ce point de vue, si bien que l'on opérait de préférence sur des sujets privés de leurs centres supérieurs, ou même sur des préparations, nerf-muscle, isolées. Dans sa thèse de 1923 (p. 230), G. Bourguignon, rapportant quelques mesures comparatives faites sur le sciatique du chien, soulignait combien un souci de ce genre était sien, en précisant ainsi ses précautions de technique : « Patte postérieure gauche, section du crural dans l'épaisseur du muscle iliaque et du sciatique à l'échancrure, pour obtenir un bon relâchement de l'animal. Ces sections produisent l'abolition des réflexes rotulien et achilléen à gauche et la flaccidité complète de la jambe et de la cuisse gauches ».

De telles sections produisaient encore bien d'autres choses ! Surtout, elles supprimaient tout ce qui était l'expression d'une activité réelle et qui devait, à partir de 1923 et surtout de 1928, permettre d'édifier sur les bases magnifiques mais inertes précédemment décrites, quelque chose de véritablement vivant.

DEUXIÈME PARTIE

LA NOTION DE SUBORDINATION

CHAPITRE PREMIER

GENÈSE DE LA NOTION DE SUBORDINATION

La naissance et le développement de la notion de subordination ont déjà été exposés à plusieurs reprises, soit par L. Lapicque lui-même, soit par certains auteurs tels A. Rudéanu (1934) et M. Bonvallet (1935), dans leurs thèses. Mais, comme il s'agit d'un problème en pleine évolution, et où s'accumulent sans cesse les documents tant confirmatifs que parfois contradictoires, la nécessité d'une mise à jour d'ensemble s'impose presque à chaque nouvel apport important.

I. — NOTE PRINCEPS DE M. LAPICQUE (1923)

C'est à M. Lapicque que revient l'honneur de la mise en évidence du phénomène de la subordination nerveuse ainsi que de la localisation, en première approximation, d'un centre directeur correspondant.

Dans une note présentée à la *Société de Biologie* le 13 janvier 1923 et intitulée : « *Action des centres encéphaliques sur la chronaxie des nerfs moteurs* », M. Lapicque démontrait l'existence, à l'état normal, d'une action constante des centres sur l'excitabilité périphérique.

1° Mesurant la chronaxie du sciatique de la grenouille, elle trouve successivement (valeurs en millièmes de micro-farad) :

Sciatique non sectionné	20 μF .
Sciatique après section	40 μF .

A ce moment, la chronaxie, mesurée sur le muscle par deux électrodes intramusculaires, donne également le chiffre de 40 m μ F.

Par conséquent, l'excitabilité varie du simple au double, au niveau du sciatique, selon que les connexions de celui-ci avec les centres sont respectées ou supprimées.

2° La section de la moelle, à différents niveaux, ne permet pas d'obtenir le phénomène ; celui-ci traduit donc l'action de centres situés au-dessus du bulbe.

3° Il s'agit, en effet, d'une action ayant une localisation centrale assez haute mais non corticale, comme le prouve la série de chiffres suivante :

Grenouille intacte	20 m μ F.
Grenouille sans hémisphères	20 à 25 m μ F.
Grenouille sans lobes optiques.	35 à 40 m μ F.

De plus, chez le dernier animal, la chronaxie, mesurée au niveau du muscle, donne 40 m μ F.

4° Dans la même note, est mise en évidence l'action de l'anesthésie au chloroforme, qui fait disparaître le phénomène ; nous la retrouverons.

De tout ceci résulte cette constatation expérimentale, qu'à l'état normal, les centres exercent une action continue sur le nerf périphérique ; dans le cas particulier, ils maintiennent abaissée la chronaxie périphérique correspondante et, parallèlement, ils élèvent la rhéobase.

Dans cette simple note, modèle de précision comme de concision, résidait déjà l'essentiel de la notion de subordination.

II. — QUELQUES LUEURS ANTÉRIEURES

Il est facile de s'apercevoir rétrospectivement que l'on possédait déjà quelques indications pour une telle direction de recherches.

1° THÉORIE PHYSIQUE DU FONCTIONNEMENT DU SYSTÈME NERVEUX DE L. LAPICQUE (1907)

C'est ainsi que l'éventualité d'un tel phénomène avait été réservée par L. Lapicque dans son esquisse première du fonctionnement du système nerveux, système qui, affirmait alors cet auteur, « est

essentiellement *discontinu* (réseau de neurones) et *hétérogène* (les divers neurones présentent des propriétés différentes) ».

Ayant défini l'isochronisme (qu'il appelle à cette époque homochronisme), comme condition fondamentale, il esquisse dans le chapitre des « Compléments à étudier », le point de vue suivant :

« Le schéma ci-dessus n'explique pas l'*inhibition*, ni son inverse (la *dynamogénie* de Brown-Séquard) ; il laisse place pour leur explication. Nous avons supposé les neurones récepteurs à l'état neutre, ils peuvent être déjà excités, chargés positivement ou négativement par des actions d'autres neurones ».

C'était toute la subordination à l'état embryonnaire.

2^o « L'ACTION DES CENTRES » DE G. BOURGUIGNON

Dans la thèse de G. Bourguignon, parue au cours de l'année 1923 et où la note de M. Lapicque est bien mise en valeur (pp. 317, 370 et 402), figurent différentes mesures de variations d'excitabilité, faites chez l'homme, rentrant dans ce que G. Bourguignon appellera par la suite « l'action des centres » et dont la compréhension va devenir facile à la lumière de la subordination.

LE SIGNE DE BABINSKI

Nous avons déjà vu, à propos du réflexe plantaire en flexion de l'homme normal, comment G. Bourguignon avait étudié ce qui se passe chez l'hémiplégique ; celui-ci présente un réflexe plantaire en extension (signe de Babinski) et le rapport des chronaxies des muscles extenseurs et fléchisseurs antagonistes $\left(\frac{\tau \text{ des extenseurs}}{\tau \text{ des fléchisseurs}} \right)$ s'inverse et passe de 1/2 à 2.

Ce fait devait prendre, par la suite, une importance considérable, car son interprétation actuelle nous paraît être la suivante. Il faut voir là l'expression même de la perte de l'état de subordination que le faisceau pyramidal permet aux neurones moteurs centraux de maintenir sur les neurones moteurs périphériques. A l'état normal, chez l'homme adulte, cette subordination abaisse de 50 0, 0 l'excitabilité des extenseurs et double dans la même proportion celle des fléchisseurs.

A la date de 1923, il semble que G. Bourguignon ait « subordonné » cette action des centres à la modification du tonus du membre, tonus considéré par lui comme un facteur primordial et même général. Voici les termes mêmes des quelques pages de sa thèse, consacrées à la fois à l'hémiplégie et aux syndromes extra-pyramidaux (p. 322) :

« En règle générale, dans la contracture (lésions du faisceau pyramidal) et dans la rigidité (lésions des voies motrices centrales extra-pyramidales), la chronaxie diminue au point moteur des muscles contracturés ou rigides et augmente au point moteur des muscles non contracturés ; les muscles à chronaxie augmentée sont, le plus souvent, les antagonistes des muscles contracturés ou rigides. C'est le cas le plus fréquent dans l'hémiplégie cérébrale et dans les syndromes parkinsoniens au membre supérieur ; dans ce cas, l'attitude est celle de la contracture en flexion ; la chronaxie est inférieure à la normale aux points moteurs des fléchisseurs et plus grande que la normale aux points moteurs des extenseurs.

« Sur les nerfs, la chronaxie est, en général, augmentée et il y a un certain hétérochronisme entre le nerf et le point moteur.

« Quelquefois, la chronaxie des points moteurs des muscles varie un peu différemment. Le cas le plus rare est celui où la chronaxie du muscle contracturé reste normale, et celle de l'antagoniste non contracturé augmente. Plus souvent, on observe la diminution de la chronaxie du muscle contracturé, avec chronaxie normale dans l'antagoniste non contracturé. Dans tous ces modes de variation, le résultat final est toujours le même : *le rapport entre la chronaxie des fléchisseurs et la chronaxie des extenseurs est plus grand que normalement.*

« Dans quelques cas, la contracture porte à la fois sur les fléchisseurs et les extenseurs. J'en ai observé un exemple typique dans une hémiplégie spinale par blessure de nerf. Les doigts prennent une attitude en griffe (extension de la première phalange et flexion des autres) et le poignet est rigide dans le prolongement de l'avant-bras : la chronaxie était diminuée, à la fois, dans les extenseurs et les fléchisseurs et *le rapport de leurs chronaxies était plus petit que normalement.*

« Des phénomènes semblables s'observent aux membres inférieurs. Les attitudes que prennent les membres affectés paraissent donc liées au rapport des chronaxies des différents groupes musculaires anta-

gonistes. Il en est de même, d'ailleurs, à l'état normal (G. Bourguignon, *Congrès de Physiologie*, Paris, juillet 1922).

« Il semble donc bien qu'il y ait une relation entre la chronaxie du point moteur musculaire et la tonicité du muscle, au moins dans certaines conditions.

« Quelques exemples de ces modifications de la chronaxie en rapport avec les états de contracture et de rigidité dans les lésions du faisceau pyramidal et dans celle des corps opto-striés mettront bien ces faits en évidence » (Suivent des mesures concernant deux cas d'hémiplégie, un de paraplégie, un de syndrome de Brown-Séquard, neuf de syndromes parkinsoniens, un de maladie de Wilson et un de maladie de Little).

En réalité, le fait primordial, qui constituera certainement un des plus beaux titres de gloire de G. Bourguignon, réside dans cette liaison établie, pour la première fois, entre l'inversion du réflexe plantaire et l'inversion du rapport des chronaxies des muscles antagonistes correspondants. Mais ce fait fondamental traduit la perte de la subordination normalement entretenue par le faisceau pyramidal et il semble bien que, par la suite, G. Bourguignon ait lui-même accordé de moins en moins d'importance aux perturbations toniques.

D'ailleurs, la pathologie humaine montre déjà une certaine indépendance entre le signe de Babinski et la contracture pyramidale, puisque le réflexe plantaire en extension peut apparaître très tôt, dès un ictus, par exemple; il peut persister seul durant les quelques semaines pendant lesquelles l'hémiplégie demeure flasque. L'apparition ultérieure de la contracture en extension, chez de tels malades, ne s'accompagne dans la règle d'aucune modification nouvelle du réflexe plantaire.

Une confirmation a été précisément fournie par G. Bourguignon, étudiant l'enfant, de la naissance à deux ans. Cette confirmation comporte également la relation entre le sens du réflexe plantaire et celui des chronaxies des antagonistes, mais elle démontre le caractère plutôt secondaire de l'état du tonus des membres inférieurs. En effet, le réflexe plantaire se fait en extension à la naissance (et jusque vers 18 mois); or, à ce moment le rapport $\frac{\tau \text{ des extenseurs}}{\tau \text{ des fléchisseurs}} = 2$.

Ceci est sans doute une loi de physiologie comparée, comme en témoignent les recherches de G. Marinesco, O. Sager et A. Krein-

dlér (1933), sur des chats et des cobayes nouveau-nés. Chez ces animaux, les chronaxies sont très élevées (décuples) à la naissance, mais en trois semaines chez le chat et en cinq jours chez le cobaye, elles acquièrent leurs valeurs normales, et ce faisant, les rapports des chronaxies des extrémités prennent également leurs valeurs normales.

Si ceci confirme admirablement la liaison directe entre le sens du réflexe et le sens du rapport, le rôle de la contracture ne peut guère être invoquée. Le nourrisson n'acquiert, certes, que progressivement la coordination des mouvements, mais il n'a nullement des membres inférieurs d'hémiplégiques contracturés en extension.

Tout ceci montre donc bien que le tonus n'est pas le responsable direct, ni du sens du réflexe plantaire, ni du sens du rapport des chronaxies des antagonistes. Nous nous gardons évidemment de nier toute relation entre la lésion pyramidale et la contracture, ceci serait absurde ; mais nous croyons plutôt que la contracture est une conséquence seconde de l'interruption pyramidale. Signe de Babinski et contracture en extension dépendent tous deux de cette même lésion, mais le premier (ainsi que l'inversion du rapport chronaxique des antagonistes) n'est pas la conséquence directe du second.

De telles réserves sur le rôle du tonus ne diminuent en rien l'intérêt extrême de la belle découverte de G. Bourguignon, qui constitue à nos yeux le premier exemple, et l'un des plus nets, d'une subordination normale dans le fonctionnement du système nerveux. Cet exemple peut se résumer ainsi :

Chez l'homme normal, le faisceau pyramidal permet aux neurones moteurs centraux d'exercer sur les neurones périphériques une subordination, qui se traduit, au niveau des muscles antagonistes de l'extrémité des membres inférieurs, par un abaissement permanent de la chronaxie des muscles extenseurs et une élévation également permanente de la chronaxie des muscles fléchisseurs. Que survienne une section, anatomique ou physiologique, du faisceau pyramidal, cette subordination cesse et la chronaxie des extenseurs s'élève tandis que celle des fléchisseurs s'abaisse. Parallèlement la réponse du réflexe plantaire passe de la flexion à l'extension.

Signalons, à cette occasion, qu'il en va autrement au niveau du membre supérieur qui présente chez l'hémiplégique une augmentation de la différence entre les chronaxies des muscles antérieurs et postérieurs (mais le rapport des antagonistes correspondants y est normalement inverse).

Nous n'avons fait état jusqu'à présent que des modifications des chronaxies motrices et nous n'avons pas envisagé le rôle que G. Bourguignon devait développer par la suite, des modifications éventuelles des chronaxies sensitives.

Dans notre mémoire publié avec ce dernier en 1930 et intitulé : « *Réflexes plantaires, directs et croisés dissociés dans un cas de monoplégie crurale. Chronaxie et lois des réflexes* », on peut lire déjà :

« Le signe de Babinski est la traduction clinique d'un *isochronisme* anormal, entre les nerfs sensitifs plantaires et les extenseurs.

Cet isochronisme peut se réaliser de manières différentes, qui sont caractéristiques des neurones atteints.

C'est ainsi que, dans les lésions pyramidales, la chronaxie des extenseurs double de valeur (0⁴⁴ à 0⁷², au lieu de la valeur normale 0²⁰ à 0³⁶), tandis que la chronaxie des fléchisseurs diminue de moitié (0²⁰ à 0³⁶ au lieu de 0⁴⁴ à 0⁷²), la chronaxie sensitive du nerf tibial postérieur conservant sa valeur normale (0⁴⁴ à 0⁷²). L'isochronisme de ce nerf sensitif avec les fléchisseurs qui entraîne, à l'état normal, le réflexe en flexion disparaît ; au contraire, il s'établit un isochronisme entre ce nerf sensitif et les extenseurs propres et communs des orteils, d'où le réflexe en extension. C'est là la variation courante, caractéristique, des lésions pyramidales.

A côté de ce mécanisme de production de l'isochronisme sensitivo-moteur anormal qui engendre le réflexe en extension, il y en a d'autres qui se rencontrent en dehors des lésions pyramidales pures. Ainsi, dans les syndromes thalamiques avec signe de Babinski, la variation de la chronaxie porte à la fois sur les muscles et sur le nerf sensitif.

La chronaxie du nerf tibial postérieur augmente de valeur, jusqu'à 5 et 6 fois la valeur normale, atteignant 1⁰ à 3⁰ ; en même temps les extenseurs augmentent de valeur, jusqu'à 10 et 12 fois, au lieu de simplement doubler comme dans la lésion pyramidale.

La chronaxie des extenseurs prend exactement, dans chaque cas, la même valeur que celle des filets sensitifs du nerf tibial postérieur, arrivant aussi à 1⁰ à 3⁰. Quant aux fléchisseurs, ils se comportent comme dans les lésions pyramidales, et leur chronaxie diminue de moitié.

Dans d'autres cas, l'isochronisme est réalisé par la variation exclusive de la chronaxie sensitive, celle des extenseurs restant normale ; dans ces cas, tantôt les fléchisseurs restent aussi normaux, tantôt

ils varient en perdant leur isochronisme normal avec les nerfs sensitifs plantaires. Ce mécanisme se rencontre surtout dans les lésions spinales, atteignant à la fois le faisceau pyramidal et d'autres neurones, comme dans le syndrome de Brown-Séquard. Il y a donc, au point de vue des variations de la chronaxie, des signes de Babinski d'origine motrice pure, des signes de Babinski d'origine sensitivo-motrice et des signes de Babinski d'origine sensitive pure. »

Voici, plus développée d'autre part, la pensée de G. Bourguignon à ce sujet, en 1934 :

« Le signe de Babinski ne signifie donc pas directement « lésion pyramidale ».

« En effet, lorsque la lésion pyramidale n'est pas pure, comme elle l'est dans une hémiplegie motrice pure, mais s'associe à une lésion sensitive comme dans les syndromes thalamiques. le signe de Babinski est toujours fonction d'un isochronisme sensitivo-moteur anormal entre les nerfs sensitifs plantaires et les extenseurs, mais cet isochronisme est réalisé par une variation non seulement des chronaxies motrices mais aussi de la chronaxie sensitive plantaire. La chronaxie sensitive augmente jusqu'à 1^σ à 7^σ et la chronaxie des extenseurs augmente jusqu'à la même valeur. Les limites de 1^σ et 7^σ constituent les valeurs minima et maxima que j'ai trouvées dans les divers cas que j'ai étudiés; mais, dans chaque cas particulier, la chronaxie des extenseurs est toujours rigoureusement égale à la chronaxie sensitive. Le degré de l'augmentation traduit l'importance de la lésion, si bien que dans les cas douteux, où, au lieu des troubles sensitifs et douloureux caractéristiques des syndromes thalamiques, il n'y a que de vagues douleurs qu'on serait tenté de rattacher à une autre cause et de considérer comme indépendantes de l'hémiplegie, la constatation de la variation simultanée et de l'égalité de la chronaxie sensitive plantaire et de la chronaxie des extenseurs permet d'affirmer qu'il s'agit d'un syndrome thalamique fruste.

« Les chronaxies prennent donc les valeurs suivantes :

	Homme normal		Syndrome thalamique	
	Chronaxies	Sens du réflexe	Chronaxies	Sens du réflexe
Extenseurs des orteils. .	$0^\sigma 25$	} Flexion	1^σ à 7^σ	} Extension
Nerfs sensitifs plantaires.	$0^\sigma 30$		1^σ à 7^σ	
Fléchisseurs des orteils .	$0^\sigma 30$		$0^\sigma 25$	

« Dans le cas des lésions pyramidales pures, le mécanisme du signe de Babinski est donc un mécanisme moteur pur ; dans le cas des syndromes thalamiques, c'est un mécanisme sensitivo-moteur.

« Les choses vont plus loin. Si, dans les deux cas précédents, il y a, à la base du signe de Babinski, une lésion pyramidale pure ou associée à une lésion sensitive, il y a des cas où le signe de Babinski se produit sans lésion pyramidale, par variation exclusive de la chronaxie sensitive plantaire. C'est ce qu'on observe dans les syndromes de Brown-Séquard bien caractérisés, du côté des troubles sensitifs.

« Dans ces syndromes, en effet, on observe le signe de Babinski des deux côtés, mais, tandis que du côté des troubles moteurs, c'est un signe de Babinski par lésion pyramidale pure, du côté des troubles sensitifs, la chronaxie sensitive seule varie et diminue de moitié, ce qui l'égale à la chronaxie des extenseurs restée normale.

	Syndrome de Brown-Séquard			
	Côté des troubles moteurs		Côté des troubles sensitifs	
	Chronaxies	Sens du réflexe	Chronaxies	Sens du réflexe
Extenseurs des orteils. . .	0 ⁷ 50	} Extension	0 ² 25	} Extension
Nerfs sensitifs plantaires.	0 ⁷ 50		0 ² 52	
Fléchisseurs des orteils . .	0 ⁷ 25		0 ⁷ 50	
.				

« Il y a donc trois sortes de signes de Babinski suivant qu'ils résultent de l'un ou l'autre des mécanismes *moteur pur*, *sensitivo-moteur* ou *sensitif pur*. Dans les deux premiers cas il y a une lésion pyramidale, dans le troisième cas il n'y en a pas. J'ai donc bien raison de dire que le signe de Babinski ne traduit que l'isochronisme sensitivo-moteur anormal, et que seule la connaissance des chronaxies des muscles et nerfs sensitifs en jeu permet de rapporter cet isochronisme anormal à la lésion qui en est cause. »

LES RÉPERCUSSIONS DE G. BOURGUIGNON

Différentes autres constatations de la thèse de G. Bourguignon relevaient également déjà de la subordination et avaient été envisagées par lui sous le titre de répercussions (« Je désigne sous le nom général de « répercussions » les variations de la chronaxie des nerfs moteurs et des muscles qui sont sous l'influence des lésions de neurones autres que le neurone moteur périphérique »). Les faits ainsi réunis n'ont pas tous le même intérêt pour notre point de vue et ne constituent pas un groupe parfaitement homogène. C'est ainsi que G. Bourguignon, outre l'effet des lésions du neurone moteur central, décrit des modifications chronaxiques des nerfs et muscles isochrones, contra et ipsilatéraux, après lésion d'un nerf ou après lésion de neurones sensitifs au cours du zona, du tabes ou de certaines névralgies. Citant l'expérience précédente de M. Lapique, il conclut (p. 317) : « Tous ces faits concourent à démontrer que l'état fonctionnel des centres est capable de modifier la chronaxie motrice périphérique. »

Dans le chapitre concernant les modifications expérimentales de la chronaxie chez l'homme et chez le chien, G. Bourguignon met également en évidence des modifications chronaxiques des muscles, soit lorsqu'une partie du côté opposé est refroidie par un bain, soit lorsque le membre opposé est soumis à une compression (avec anémie ou avec stase veineuse). Il donne finalement des conclusions générales (p. 375) que nous tenons à reproduire tant elles laissent déjà transparaître la notion de subordination :

« Ces expériences démontrent donc que les centres ont une action sur la valeur de la chronaxie des nerfs moteurs et des muscles qui dépend, en quelque sorte, de l'état fonctionnel de ces centres. On assiste, dans ces expériences, à une modification immédiate et réversible de la chronaxie par voie nerveuse réflexe, le point de départ de cette action étant dans les modifications produites par l'arrêt de la circulation au niveau du membre qui est le siège de la compression. L'existence de modifications de la chronaxie à distance pendant la compression élimine l'hypothèse d'une intoxication à distance par la circulation et les faits observés ne peuvent se comprendre que par l'intervention de la voie nerveuse. C'est tout un chapitre nouveau

qui s'ouvre dans l'étude de l'excitabilité, avec ces expériences, avec mes expériences sur les répercussions dans les lésions les plus variées du système nerveux et avec celles de Mme Lapique sur l'action des centres sur la chronaxie en physiologie animale. »

III. — QUELQUES LUEURS POSTÉRIEURES

De 1923 à 1928, après la communication de M. Lapique, mais avant que la notion de subordination ne fut explicitée dans sa généralité par L. et M. Lapique, parurent quelques travaux qui nous paraissent se rattacher à la question et que nous mentionnerons rapidement.

Tous ces travaux ont un caractère commun, celui de révéler des modifications de chronaxies motrices parallèles à l'influence de certains facteurs.

En 1927, H. Claude, G. Bourguignon et H. Baruk, dans une note à l'Académie de Médecine intitulée « *La chronaxie dans la démence précoce. Individualisation des formes catatoniques par la chronaxie* », montrent que, dans la démence précoce non catatonique, la chronaxie motrice est normale (5 cas), alors que dans les formes catatoniques la chronaxie est modifiée (3 cas). Ainsi, chez un premier malade, au niveau de l'avant-bras, la chronaxie des extenseurs a doublé (comme chez l'hémiplégique), alors qu'au niveau du bras la chronaxie du triceps est normale (comme chez le parkinsonien); or, la catatonie étant disparue, les chronaxies reprirent leurs valeurs normales. Chez un second sujet existait un signe de Babinski et une inversion du rapport $\frac{\tau \text{ des extenseurs}}{\tau \text{ des fléchisseurs}}$ (2 au lieu de 1/2); la disparition de la catatonie fut parallèle à celles du signe de Babinski et de l'inversion chronaxique. Le troisième malade présentait surtout des fluctuations considérables (jusqu'à 7 et 8 fois la valeur normale) des chronaxies motrices.

La même année G. Marinesco et G. Bourguignon, font connaître, à la Société de Biologie, des variations concomitantes de la chronaxie et de l'attitude, chez deux enfants post-encéphalitiques, sous l'influence de la scopolamine et de l'ésérine.

Chez le premier, atteint de spasme de torsion, l'injection de scopolamine

mine ramène à la normale les chronaxies abaissées des jumeaux internes et les chronaxies augmentées des extenseurs communs des orteils, en même temps que s'efface une contracture en varus équin.

Chez le second enfant, atteint de syndrome parkinsonien, la scopolamine possède le même pouvoir, alors que l'ésérine aggrave la contracture et entraîne une baisse, au-dessous de la normale, de la chronaxie des extenseurs. A la fin de leur note ces deux auteurs écrivent textuellement : « Peut-être s'agit-il d'une action sur les centres qui agiraient par répercussion sur les chronaxies périplériques. »

G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler, reviennent sur le même sujet l'année suivante, dans deux notes à la Société de Biologie. L'étude de 28 parkinsoniens leur fournit trois constatations :

- égalisation des chronaxies des antagonistes à la racine des membres ;

- modifications variables des chronaxies des antagonistes aux extrémités supérieures, tandis qu'aux extrémités inférieures existe une inversion fixe du rapport normal ;

- hétérochronisme entre le nerf et le muscle.

L'injection d'un milligramme de scopolamine réduit les chronaxies augmentées, relève les chronaxies abaissées et rétablit les chronaxies des antagonistes dans leur rapport normal de 1 à 2.

Cinq sujets normaux fournissent une intéressante contre-partie.

A la même date, l'un des auteurs précédents (O. Sager) étudie, avec E. Blumenfeld, l'action de la scopolamine sur le système sciatique-gastrocnémien de la grenouille ; alors que, sur la préparation isolée, la chronaxie du muscle baisse en même temps que la rhéobase augmente, les variations apparaissent au contraire différentes sur l'animal entier.

En conclusion, G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler font intervenir un mécanisme régulateur relevant du système végétatif : « le fait que, chez certains malades, les chronaxies de certains muscles sont diminuées pourrait s'expliquer en considérant que, normalement, le rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes et des agonistes est très probablement maintenue à l'aide d'un mécanisme nerveux végétatif réflexe. Ce rapport de 1 à 2 est nécessaire pour pouvoir exécuter les mouvements avec facilité ».

Toutes ces constatations prendront par la suite une signification claire. Mais remarquons que ces documents relevaient non de la physiologie proprement dite, mais de la pathologie. D'une part, les sujets étaient des malades et leur affection était une de celles qui comporte les lésions du système nerveux les plus diffuses : ceci interdisait tout essai de localisation. D'autre part, les répartitions anormales de tonus considérées étaient durables, permanentes quoique non définitives ; il n'y avait là rien d'un mouvement naturel, rien de plastique.

CHAPITRE II

ISOLEMENT DÉFINITIF DE LA NOTION DE SUBORDINATION CHRONAXIE DE CONSTITUTION ET CHRONAXIE DE SUBORDINATION

L'affirmation définitive de la notion de subordination, avec interprétation de la loi dite de Bourguignon et avec mise en évidence d'un mécanisme régulateur proprioceptif, réside dans deux notes présentées, en 1928, par L. et M. Lapicque à la Société de Biologie.

Dans la première, intitulée : « *Modifications des chronaxies motrices périphériques par les centres nerveux supérieurs* », L. et M. Lapicque exposaient comment, en partant de l'expérience de M. Lapicque de 1923 et des documents pathologiques précédents, ils se sont demandé si le rapport de 1 à 2, découvert par G. Bourguignon entre les agonistes et les antagonistes d'un mouvement, était réellement dû à une propriété du système nerveux périphérique.

Ils retrouvent d'abord, par excitation percutanée, le même rapport chez le triton normal (flexion 10, extension 20); puis, l'animal étant décapité, ils constatent la disparition de cette différenciation chronaxique (flexion 14, extension 15).

Le même phénomène est vérifié chez la grenouille, avant et après section du bulbe.

Ils poussent alors l'analyse chez ce dernier animal, en excitant directement le sciatique et en observant les seuils donnés par deux muscles antagonistes : le gastrocnémien et le tibial, muscles désin-sérés au niveau de leur extrémité inférieure mais maintenus sous

une certaine tension grâce à un fil de caoutchouc. Dans ces conditions, trois grenouilles, douées d'une vivacité parfaite, permettent d'obtenir les chiffres suivants :

	Gastrocnémien	Tibial
Centres intacts	35	70
Bulbe sectionné	90	80

Le phénomène est donc toujours le même. De plus, on peut déjà saisir ici le fait, non affirmé en 1923 et qui ne sera soaligné qu'en 1934, que, chez la grenouille, l'influence des centres à l'état normal s'exerce essentiellement sur le gastrocnémien et non sur son antagoniste le muscle tibial (il en est de même pour le muscle péronier).

Ils passent alors à un mammifère (chien), l'excitation étant faite en méthode dite unipolaire (anode rectale, cathode intermusculaire au contact du point moteur). L'animal ayant été endormi à l'éther, les mesures faites après le réveil, au niveau des pattes postérieures, montrent que la chronaxie du fléchisseur, chez le chien normal, est égale à deux fois et demie celle de l'extenseur ; la section du bulbe ou celle du sciatique ramène cette valeur à une fois et demie seulement celle de l'extenseur.

Enfin l'anesthésie à l'éther montre que, lors du sommeil profond (difficile à obtenir), le rapport se modifie dans le même sens et peut même s'inverser.

Tout ceci prouve que le rapport de 1 à 2 est, d'une part, un fait général et qu'il dépend, d'autre part, non d'une propriété des muscles ou des nerfs périphériques, mais d'une action des centres encéphaliques.

Un complément capital est fourni par leur note suivante : « *La chronaxie de subordination ; sa régulation réflexe* ».

Chez la grenouille (*Rana fusca*), les nerfs des muscles gastrocnémien et tibial étant mis à nu, leurs chronaxies varient en sens inverse sous l'influence des modifications de la position du pied par rapport à la jambe.

Or, de telles variations sont très atténuées par la section du bulbe et supprimées par la section des nerfs lombaires.

Par conséquent, l'origine du phénomène est proprioceptive, elle réside dans la tension du muscle intéressé, car la diminution de la

chronaxie est progressive suivant la tension, au moins pour les premiers stades.

Nous reprendrons longuement cette note dans la quatrième partie de cet ouvrage consacrée à la posture, mais nous reproduirons dès maintenant les conclusions capitales qui y figurent au début :

« Dans une communication récente, nous avons établi que la chronaxie des nerfs moteurs volontaires est, à l'état normal, modifiée par l'action des centres nerveux; le nerf coupé, à l'état de survivance, possède une chronaxie déterminée par sa substance et sa structure; c'est celle que nous avons étudiée jusqu'ici; on peut l'appeler *chronaxie de constitution*. L'expérience nous a montré que, dans l'organisme intact ou privé seulement de ses hémisphères cérébraux, le nerf moteur présente souvent une chronaxie nettement différente, d'ailleurs variable d'un instant à l'autre sous des influences diverses. Sans préjuger de la nature du processus par lequel s'effectue la modification, nous pensons que la chronaxie ainsi modifiée joue un rôle important dans le mécanisme de la coordination nerveuse; nous l'appellerons *chronaxie de subordination*. Il y a là toute une série de recherches qui s'indiquent... »

Tel est l'essentiel du phénomène de la subordination et telle est l'opposition fondamentale, parfaitement définie par L. et M. Lapicque, entre une chronaxie de constitution fixe et une chronaxie de subordination éminemment variable.

Ces faits devaient connaître maintes confirmations que nous allons retrouver. Citons simplement l'important travail, de J. D. Achelis (1928), qui, par décapitation chez la grenouille, obtient un changement dans l'excitabilité du sciatique, de 0,032 μ F. à 0,020 μ F. (moyennes de 30 mesures chez 19 animaux (1)). L'auteur lui-même, commentant ces résultats, dit : « Sie bestätigen Lapicque und zeigen deutlich die Existenz einer « Umstimmung ». La suite de ce très intéressant mémoire sera commentée à propos de l'influence de la vue pour la subordination, l'auteur ayant fait jouer, à cette époque, un rôle capital à cette dernière.

Les expériences de L. et M. Lapicque devaient connaître également certaines contradictions. Pour simplifier notre exposé faisons justice dès maintenant de ces dernières, en particulier à l'aide des

(1) Nous verrons en détail (III^e Partie, chapitre VII) comment J. D. Achelis effectuait ses mesures.

arguments que L. et M. Lapicque devaient grouper en 1934. Les objections se ramènent pratiquement à deux : certains auteurs ne retrouvent pas le phénomène, d'autres le retrouvent mais l'interprètent simplement comme la conséquence de la section nerveuse.

Une première réfutation a été fournie par L. Lapicque dans une *Causerie sur la chronaxie de subordination*, publiée dans la *Revista de la Sociedad Argentina de Biología* (1934). Contentons-nous d'en extraire les lignes suivantes :

« Il est bien vrai qu'une section du nerf produit une augmentation de chronaxie, mais seulement sur une courte longueur, quelques millimètres, au voisinage immédiat de la lésion. Dans l'expérience de Mme Lapicque, la section en haut de la cuisse porte à 15 ou 20 millimètres de la cathode ; d'ailleurs, l'effet est le même quand on coupe les nerfs lombaires, quelques centimètres plus haut ; il est encore le même quand on coupe le bulbe, ce qui ne touche pas le neurone examiné. Dans l'hypothèse qui constitue l'objection, cette dernière opération ne devrait produire aucun effet, tandis qu'une section du nerf consécutive produirait l'augmentation de chronaxie ; or, c'est le contraire qui est vrai. Quand la section du bulbe a fait augmenter la chronaxie, plus exactement, l'a laissée remonter à sa valeur normale, la section consécutive du nerf n'a plus d'effet.

« La série de ces faits, contenue dans la note primordiale, aurait dû suffire par elle-même, sans qu'il fût besoin d'en faire le commentaire ci-dessus.

« Par contre, nous aurions peut-être dû donner tout de suite l'avertissement suivant sur lequel il convient que j'insiste maintenant. La chronaxie altérée par les centres, dénommée chronaxie de subordination en 1928, ne porte pas sur tous les nerfs au même moment ; d'autre part, elle n'est pas fixe, mais présente des valeurs fluctuantes d'un instant à un autre, l'écart par rapport à la chronaxie du nerf libéré des centres (chronaxie de constitution) pouvant même descendre à zéro. C'est-à-dire que le phénomène en cause, la subordination, peut, suivant l'ensemble des conditions physiologiques, être présent ou absent dans le nerf interrogé.

« La conception d'un phénomène qui n'est ni général, ni stable est, je le sais, profondément antipathique à certains scientifiques, particulièrement dans l'Amérique du Nord, où règne le culte du « standard ». Pourtant, telle est l'essence même de la subordination qui, autrement, ne pourrait pas jouer son rôle nécessaire dans le fonc-

tionnement nerveux. Je ne cesse dans mon enseignement d'insister sur ce fait que, contrairement à la tradition classique, le réflexe d'une grenouille décapitée retirant sa patte quand on lui pince un doigt, ne peut suffire comme type d'action nerveuse. Dans cette réaction uniforme, fatale, conditionnée uniquement par une stimulation particulière, manque précisément ce qui me paraît être la fonction capitale du système nerveux, à savoir la capacité de varier la réponse suivant l'ensemble des excitations actuelles, compte tenu en outre d'états antérieurs. En décapitant une grenouille, nous avons supprimé cette capacité ; ce qui se traduit, en langage physiologique courant : l'encéphale contrôle le pouvoir réflexe de la moelle. »

Cueillons également, quelques pages plus loin dans le même texte, cet autre argument : « Notons en passant que l'expérience élémentaire sur le matériel animal le plus courant est formelle contre l'interprétation de l'augmentation de chronaxie, après section du nerf comme effet de lésion de l'axone. En effet, la section, portant sur le sciatique en totalité, lèse les axones moteurs du tibial et du péronier exactement comme ceux du gastrocnémien, ces axones étant d'ailleurs anatomiquement identiques, la chronaxie du sciatique par rapport à ces premiers muscles n'étant pas modifiée, comment pourrait-il y avoir modification par rapport au gastrocnémien si les fibres nerveuses qui animent ce dernier muscle, n'étaient pas préalablement dans un état différent de celui des autres fibres ? ... ».

D'autres arguments furent ajoutés par L. et M. Lapieque dans une note à peu près contemporaine à la Société de Biologie : « *Evidence chez les Batraciens de la chronaxie de subordination* ».

C'est ainsi qu'ils soulignent que, chez la grenouille, la chronaxie de subordination ne se manifeste que si les centres sont capables d'une activité fonctionnelle normale. Elle manque chez les animaux apathiques ou émaciés par leur captivité ; chez ces derniers, le fait que les sections nerveuses, incriminées par certains contempteurs de la subordination comme F. F. Lambert, R. F. Skinner et A. Forbes (1933), ne soient pas suivies de modifications chronaxiques, prouve, comme l'ont fait très justement remarquer A. M. Monnier et H. H. Jasper, que la section du nerf n'est pas elle-même la cause du changement quand celui-ci se produit.

D'autres expériences permettent encore, chez la grenouille, d'extérioriser la subordination. Ainsi, le refroidissement de la région pos-

térieure du crâne fait disparaître la chronaxie de subordination, puis le réchauffement la révèle à nouveau.

De même l'expérience de Lewisson, qui consiste à mettre la grenouille (ou le crapaud) en état d'hypnose grâce à un lien élastique modérément serré en arrière des mâchoires, a permis, dans 14 expériences sur 16, de voir disparaître la subordination périphérique ; le lien enlevé, celle-ci se manifeste aussitôt. De la même manière, Mlles R. Saboul et V. Bonnet ont constaté que l'excitabilité médullaire subit la même modification que par section du bulbe ou par réfrigération du mésencéphale ; tout ceci plaide en faveur de l'inhibition réflexe d'un centre que la décérébration supprime d'autre part.

Ajoutons enfin que L. et M. Lapicque ont confirmé, en la répétant, leur unique expérience de 1928 sur le triton.

Nous verrons, dans la III^e partie (chapitre VII), comment les mêmes auteurs, avec V. Bonnet, ont pu démontrer la modification des chronaxies motrices périphériques par stimulation de fibres centripètes.

La conclusion est donc bien que la subordination est réellement « évidente » chez les batraciens, à condition de savoir la rechercher correctement (1).

Alors va apparaître le côté fécond d'une telle notion.

Contrairement à tous les documents chronaxiques antérieurs, il ne s'agit plus d'une constatation fixe, inerte, mais de quelque chose de plastique, de quelque chose qui apparaît comme la résultante à chaque instant d'actions les plus diverses. Alors se laisse entrevoir la modalité d'action d'un neurone sur un autre, le changement portant précisément sur la caractéristique d'excitabilité fournie par le temps, d'où le terme de *métachronose* proposé par L. Lapicque à la Réunion de Physiologie de Londres en 1931.

Ainsi prend corps également l'hypothèse de L. Lapicque pour expliquer le fonctionnement du système nerveux : les centres imposent des variations de chronaxie et aiguillent ainsi l'influx nerveux

(1) Récemment, V. H. Cicardo a affirmé que la subordination faisait défaut chez le crapaud vulgaire d'Argentine (*Bufo arenarum*, Hens) ; sur cinquante expériences, deux seulement montrèrent une subordination. Or, comme nous le montrerons dans d'autres chapitres, l'explication tient sans doute au fait que « les crapauds étaient immobilisés en les piquant sur une planchette de liège » !

vers tels ou tels muscles, selon que se trouve réalisé, ici un accord, là une disjonction chronaxiques.

Par ailleurs, nous verrons comment concevoir qu'un aiguillage doit, en quelque sorte, être non seulement ouvert mais correct dans ses connexions, le mouvement étant alors parfaitement coordonné ; au contraire, des aiguillages ouverts mais incorrects vont permettre des mouvements mais ceux-ci seront incoordonnés (le terme d'incoordination étant pris au sens large et ne voulant nullement, tout au moins au départ, rentrer dans tel ou tel des cadres que les cliniciens savent découper dans l'incoordination).

La notion de subordination étant maintenant bien acquise, abordons-en l'analyse systématique et tentons de faire un bilan provisoire d'acquisitions déjà nombreuses et fécondes.

CHAPITRE III

EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION AUX NEURONES MOTEURS PÉRIPHÉRIQUES DE DIFFÉRENTES CATÉGORIES D'ANIMAUX, EN PARTICULIER D'INVERTÉBRÉS

Nous grouperons ici, dans un bref ensemble, différentes séries de recherches mettant en évidence, chez des espèces animales très éloignées, la réalité des phénomènes de subordination découverts chez la grenouille et déjà vérifiés chez le chien.

TRAVAUX SUR LES MOLLUSQUES DE L. ET M. LAPICQUE

En 1929, L. et M. Lapicque expérimentent sur un mollusque céphalopode, le calmar (*Loligo pealii*, Lesueur); le manteau était ouvert de haut en bas et les branchies étaient arrosées par un courant d'eau de mer à 21°, bien aérée (d'où reprise de la circulation et de l'hématose).

Ils mesurent la chronaxie motrice, en excitant directement le ganglion étoilé et en observant un seuil localisé dans le manteau. Ils constatent alors que cette chronaxie est deux à trois fois plus élevée quand on sectionne le connectif réunissant ce ganglion aux centres supérieurs (masse péri-œsophagienne). Ajoutons incidemment que cette expérience leur a permis de constater que l'isochronisme exis-

taut dans tout l'appareil moteur en cause (0·3, pour le ganglion étoilé, le nerf et le manteau).

Mais la complexité des faits est certainement très grande chez ces animaux, car la section isolée du nerf ne produit pas d'augmentation de la chronaxie ; néanmoins, l'existence chez ce céphalopode d'éléments susceptibles de changer de chronaxie est démontrée.

En 1931, M. Lapicque met également le phénomène en évidence, chez un mollusque gastéropode : *Helix pomatia*. L'escargot étant parfaitement sorti de sa coquille (en train de ramper), est sectionné par un coup de ciseau au ras de la coquille ; la coupe met à nu la masse nerveuse faite des ganglions sous-œsophagiens et des ganglions pédieux ; les ganglions sus-œsophagiens sont disséqués avec un soin extrême afin de les conserver intacts.

Les mesures sont faites en prenant comme seuil la rétraction de la région postérieure du pied. Dans une première expérience, la chronaxie est mesurée avant et après section des filets nerveux sortant des ganglions sous-œsophagiens : la chronaxie passe de 10⁷ à 25⁷ (ce dernier chiffre était déjà connu, il exprimait en réalité la chronaxie de constitution).

Dans une autre expérience, on sectionne les filets unissant les ganglions sus et sous-œsophagiens, ou bien on détruit les ganglions sus-œsophagiens : on retrouve les mêmes effets ; par contre, si l'on sectionne à ce moment les filets sous-œsophagiens, on n'obtient pas de nouvelle modification appréciable.

La subordination est donc également certaine ici, et le centre responsable correspondant paraît être le ganglion sus-œsophagien.

TRAVAUX SUR LA TORTUE DE M. LAPICQUE

En 1934, M. Lapicque s'adressa à ce reptile, qui présente des dispositions favorables déjà utilisées par Bremer et Cambier en 1925 : le sciatique se divise en deux branches bien séparées, dont l'une préside à la contraction des extenseurs, l'autre à celle des fléchisseurs de la jambe ; de même, au niveau des pattes antérieures, le nerf brachial long inférieur préside à l'extension du carpe et des doigts et le nerf brachial long supérieur à leur flexion.

Les expériences furent analogues à celles pratiquées en 1923 sur la grenouille et portèrent sur *Emys lutaria* et sur *Testudo mauri-*

tanica. Avant et après décapitation, la chronaxie des extenseurs (en mμF.) passa de 70-120 à 120-170 et celle des fléchisseurs de 70-100 à 100-190. Un résultat identique est obtenu par la section du nerf chez des animaux ayant subi l'ablation des hémisphères mais ayant conservé intacts leur thalamus et leur moelle (le rôle de cette dernière paraît nul).

Il y a cependant quelques différences entre le comportement de la tortue et celui de la grenouille. Chez la première, la subordination s'exerce sur les deux antagonistes et non sur un seul (action comparable à celle de la strychnine chez certains animaux); ceci correspond peut-être au comportement différent de ces deux animaux, quant à leur automatisme de défense lors d'un danger.

A noter encore un détail sur lequel nous reviendrons, la subordination s'exerce en sens contraire sur la patte antérieure et sur la patte postérieure.

TRAVAUX SUR LES SÉLACIENS

DE A. B. ET P. CHAUCHARD

Des investigations ont été portées par ces auteurs sur un premier sélacien, la roussette (*Scylliorhinus canicula*, Ris); la respiration de l'animal était assurée par l'eau de mer, une brèche crânienne mettait à nu l'ensemble de l'encéphale et une des branches nerveuses motrices de la nageoire pectorale était découverte.

Avant toute intervention, la chronaxie prise sur le nerf varie d'un instant à l'autre.

L'ablation des lobes antérieurs est pratiquement sans effet. La section des tubercules bijumeaux, par contre, stabilise la chronaxie, et cela à une valeur égale ou légèrement inférieure à la moyenne primitive.

Pour la section de la moelle, les choses diffèrent selon que les centres antérieurs ont été respectés ou non; dans le second cas, la chronaxie se fixe au chiffre enregistré après l'ablation des tubercules bijumeaux. La section du nerf fixe parfois la chronaxie à une valeur supérieure. Des expériences, remontant à 1926 et faites sur un autre sélacien, la tère (*Trigon pastinaca*), peuvent être rapprochées.

Nous verrons plus tard la confirmation fournie par l'anesthésie.

Chez les sélaciens, la subordination se traduit donc essentiellement à l'état normal par l'état « fluctuant » des chronaxies; la perte

de la subordination, par séparation des centres, « a pour action principale de stabiliser la chronaxie des nerfs périphériques, non pas forcément à un chiffre supérieur à la valeur la plus élevée, mais, le plus souvent, à un chiffre égal ou parfois un peu inférieur à la moyenne des valeurs enregistrées avant la section. C'est cette chronaxie constante que nous pouvons considérer comme la chronaxie de constitution. »

Nous verrons comment P. Chauchard, en étudiant le réflexe médullaire, a pu préciser chez les mêmes animaux l'action des différents centres sur la subordination.

TRAVAUX SUR LES CRUSTACÉS

Il faut réserver une place à part aux recherches, déjà nombreuses, faites chez les crustacés, non que le phénomène de subordination y fasse défaut, mais parce que les modalités mêmes de l'excitation ont fait chez eux l'objet de discussions récentes.

Faisons tout d'abord abstraction de ces dernières et résumons les conclusions successivement apportées par différents auteurs.

En 1931, Dubuisson, opérant sur le myocarde et les nerfs chez la *limule* (*Limulus polyphemus*), montre que la chronaxie passe de $1-2\sigma$ à $17-30\sigma$ quand les centres ganglionnaires sont séparés des nerfs périphériques.

A peu près à la même époque, Henri Frédéricq constate un phénomène analogue quoique certainement plus complexe sur la chaîne nerveuse ventrale motrice des muscles des palettes de la *langouste* (*Palinurus vulgaris*) (ainsi d'ailleurs que sur le nerf viscéral gauche de *Eledone moschata*).

En 1932, A. B. et P. Chauchard, opérant chez un *crabe* (*Portunus puber*), conclurent que : « la section des connectifs péri-œsophagiens, section qui supprime l'action des ganglions cérébroïdes sur les nerfs moteurs, est suivie d'une augmentation de la chronaxie de ces nerfs. Une seconde augmentation s'observe à la suite de l'élimination du centre sous-œsophagien par la section du nerf moteur. L'excitabilité périphérique est donc, dans ce cas, subordonnée à l'activité de l'un et de l'autre étage des centres. Toutefois, c'est l'action des ganglions cérébroïdes qui paraît la plus marquée.

« Chez ces Invertébrés, les choses ne se passent pas exactement

comme chez l'escargot, étudié par Mme Lapicque, et la langouste, par H. Frédéricq. Ces différences indiquent que, même chez les animaux de genre peu éloignés, il n'y a pas toujours homologie physiologique complète entre les mêmes étages du système nerveux. »

En 1933, H. H. Jasper, travaillant de son côté sur *Cancer pagurus*, *Portunus puber* et sur *Carcinus maenas*, déclare que : « 68 sur 76 crabes ont montré une augmentation considérable du temps d'excitation du nerf après section des centres ».

Poursuivant leurs recherches, A. B. et P. Chauchard montrèrent que l'anesthésie générale par le chloroforme supprimait, chez le crabe, la subordination (1933). Ils précisèrent, d'autre part, en 1934, les précautions à observer pour que la subordination pût se manifester : eau de mer non souillée, température en équilibre, vivacité parfaite de l'animal, pas de contention (animal soutenu à la main).

C. Veil, en 1934, étudie la crevette grise (*Crangon vulgaris*), dont les muscles extenseurs et fléchisseurs de la patte présentent une différence structurale analogue à celle mise en évidence par H. H. Jasper et André Pézard pour les muscles abducteur et adducteur de la pince du crabe (le muscle fléchisseur a des cases musculaires doubles ou triples de celles de l'extenseur).

Elle mesure les chronaxies correspondantes sous le microscope, sur la patte détachée, et trouve les chiffres de 1τ pour l'extenseur et de 10τ pour le fléchisseur. Recherchant alors l'effet de la section, elle constate l'existence d'une subordination qui élève encore la chronaxie des fléchisseurs et diminue celle de l'extenseur. Ici, la subordination exagère donc l'écart séparant les chronaxies de constitution des antagonistes.

Le homard (*Homarus vulgaris*) a été étudié également par P. Chauchard en 1934 ; les mesures portaient sur le nerf d'une patte locomotrice dégagé au niveau de l'ischio-podite ; l'auteur comparait les mesures obtenues à l'état normal, puis après section des connectifs péri-œsophagiens, enfin après section du nerf lui-même. Là encore, la subordination était manifeste et donnait également une augmentation de la chronaxie la plus élevée et une diminution de la plus basse.

L'écrevisse (*Astacus leptodactylus*, Eschscholtz) fit d'abord l'objet des recherches de H. Mazoué (1933-1934). Les mesures sur le nerf

de la pince et sur ses branches destinées aux muscles abducteur et adducteur montrèrent, après section des connectifs péri-œsophagiens, ou du nerf, ou des deux, que la chronaxie augmentait quelque peu. Mais la stabilité des chiffres n'était obtenue que par l'ablation des centres et seulement pour un temps limité. H. Mazoué conclut à la probabilité de la subordination chez l'écrevisse ; des résultats analogues furent acquis sur la queue (abdomen) de cet animal.

En 1936, V. Bonnet retrouva également le contraste entre les fluctuations des valeurs obtenues sur le nerf intact et leur stabilité sur le nerf sectionné à son émergence de la chaîne ganglionnaire (à partir de 10 minutes et pendant plus d'une heure). Elle pensa réaliser une action analogue à la subordination exercée par les centres, en produisant, sur le nerf séparé des centres, par des stimuli sous-liminaires répétés en amont, une baisse de la chronaxie ; celle-ci reprenait sa valeur initiale quand les stimuli étaient supprimés.

En réalité, les mesures faites sur les crustacés ont fait l'objet de contestations particulières. Celles-ci ne nous retiendront pas, car elles portent, non sur le phénomène de la subordination, mais sur la manière même de mesurer l'excitabilité chez ces animaux.

En effet, en 1933, H. H. Jasper et A. M. Monnier ont constaté que le nerf du crabe répond à une stimulation d'une façon rythmique ; la fréquence des potentiels d'action croît avec l'intensité, d'abord d'une façon rapide, puis elle semble tendre vers une limite. Le fonctionnement du système neuro-musculaire du crabe comporte un hétérochronisme neuro-musculaire. Nous n'insisterons pas plus longuement sur ce point, tous détails pouvant être trouvés à ce propos dans les discussions très récentes de la Société de Biologie (avril-mai et octobre 1936).

Le seul point qui nous intéresse, en effet, concerne l'existence de la subordination chez les crustacés. Or, le fait remarquable est précisément que des animaux, présentant des modalités très différentes d'excitabilité, soient également soumis au même mécanisme de la subordination. Il ne saurait être fourni d'argument meilleur de la signification générale de celle-ci.

Remarquons en terminant combien il serait intéressant de pouvoir étendre ces vérifications à l'homme lui-même. G. Marinesco et A. Kreindler (1930) ont pensé réaliser une section physiologique du

nerf moteur (radial), par anesthésie tronculaire à la cocaïne (4 à 6 centimètres cubes d'une solution à 4 0/0). Ils ont effectivement constaté que les chronaxies de l'extenseur commun des doigts, du long supinateur, du cubital postérieur doubtaient, ou même triplaient, en quarante minutes, pour revenir à la normale en quatre-vingt-dix minutes; de plus, les muscles à chronaxies multiples ne présentaient plus qu'une valeur nouvelle unique; au contraire, dans le groupe des muscles fléchisseurs la chronaxie ne variait pas. Ils ont admis que la valeur augmentée ainsi obtenue exprimait la chronaxie de constitution.

Mais de tels faits sont peut-être plus complexes. L'année suivante, les mêmes auteurs ont injecté la novocaïne (8 à 20 centimètres cubes à 2 0 0) au point moteur des muscles, chez des sujets sains ou malades. Chez huit sujets sains, la chronaxie a doublé, mais la paralysie, témoin logique *a priori*, a été réduite à une parésie et souvent même fit défaut. Chez quinze sujets atteints de troubles pyramidaux, les muscles spastiques ont montré des élévations atteignant sept ou huit fois la normale (en quinze à vingt minutes). Au contraire, chez onze sujets atteints de troubles extra-pyramidaux (parkinsoniens post-encéphalitiques), la chronaxie variait comme chez les sujets normaux. Les auteurs ont certes le droit de conclure que la novocaïne agit différemment sur l'excitabilité des muscles normaux, spastiques ou rigides, mais une telle action est-elle musculaire ou nerveuse, et dans le cas d'infiltration du nerf, n'équivaut-elle qu'à une pure section physiologique (1)?

La certitude ne pourrait être acquise, chez l'homme, que par une section impliquant le sacrifice, au minimum pour des mois, d'un nerf moteur. Peut-être certaines nécessités chirurgicales feront-elles naître de semblables occasions? Déjà, des indications intéressantes pourraient sans doute être acquises lors de différentes modalités d'anesthésie générale, accompagnées d'études parallèles des chronaxies motrices périphériques.

(1) Rappelons que, chez la grenouille intacte, l'infiltration du sciatique par la novocaïne (H. Siems, 1932) entraîne une baisse de la chronaxie du gastrocnémien avec élévation de la rhéobase. Isolée et plongée dans une solution de novocaïne à 4 0/0, la préparation sciatique-gastrocnémien montre des variations comparables (R. Dériaud et H. Laugier, 1921), de même que dans une solution à 4 0/0 (H. Cardot et J. Régnier, 1926).

CHAPITRE IV

EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION A DES NEURONES AUTRES QUE LES NEURONES MOTEURS PÉRIPHÉRIQUES

Tout aussi significative, comme confirmation de sa valeur générale, a été l'extension de la notion de subordination à des neurones autres que les neurones moteurs. Nous allons citer à ce point de vue deux domaines très différents et où il a été possible de vérifier que la subordination joue incontestablement.

I. — SUBORDINATION DANS LES NEURONES CENTRAUX

Nous avons vu, dans le chapitre consacré à ce qui constitue l'homologue de la chronaxie pour les neurones centraux, que les réflexes médullaires correspondaient à un fonctionnement itératif. Dans un tel réflexe, il semble bien que la fibre motrice et la fibre sensitive soient isochrones ; le fait découlait déjà des travaux de L. et M. Lapicque, mentionnés dans une note à la Société de Biologie (1912), intitulée : « *Mesure analytique de l'excitabilité réflexe* ». La même constatation a été obtenue par H. Cardot et J. Régnier, après une très longue série de recherches, échelonnées sur deux années et résumées en 1927 dans une note à la même société : « *Chronaxie des fibres motrices et sensibles du sciatique de la grenouille. Valeurs moyennes et variations* ». La chronaxie sensitive est égale ou très légèrement inférieure à la chronaxie motrice ; les variations des deux, sous l'influence de la température, sont parallèles ; il

en est de même de leurs augmentations avec l'âge, l'isochronisme étant parfait dès que l'animal atteint un poids de 20 grammes.

Nous avons vu, d'autre part, comment L. Lapicque avait pu suggérer l'interposition, entre ces deux neurones isochrones, d'un ou de plusieurs neurones à grande chronaxie. C'est cet hétérochronisme normal qui impose, comme condition de passage de l'influx, la répétition des stimuli. Nous avons vu comment se mesurait l'excitabilité d'un tel système, grâce aux lois générales définies par L. Lapicque en 1925, dans les *Annales de Physiologie et de Physico-chimie biologique* : loi des intervalles et loi des fréquences, donnant le temps de sommation « caractéristique chronologique d'un appareil nerveux ou neuro-musculaire à fonctionnement itératif, comme la chronaxie est la caractéristique de temps du nerf et du muscle périphériques ».

Or, il est intéressant de constater, dans l'historique de l'étude du réflexe médullaire, que les choses se passèrent comme elles s'étaient passées pour l'étude de l'excitabilité périphérique. Pendant toute une première période, on travailla uniquement sur des animaux à centres nerveux supérieurs détruits. Là encore tout devait changer du jour où l'on prit en considération l'éventualité, chez l'animal normal, d'une influence des centres sur cette excitabilité médullaire. Nous allons, en effet, montrer rapidement comment on a pu admettre qu'un tel réflexe change de type, l'hétérochronisme faisant place à un isochronisme total et un stimulus unique suffisant alors à donner la réponse. C'est dans le même sens que joue la subordination normale des centres médullaires aux centres supérieurs.

H. Mazoué, ayant repris dans sa thèse (1930) l'étude du réflexe médullaire croisé, a montré que l'application locale sur la moelle d'une solution à 1 0/0 de chlorhydrate de morphine dans du sérum physiologique « a pour effet d'étaler la courbe des voltages liminaires en fonction des intervalles sur l'axe des abscisses, et de permettre, dans certains cas, d'obtenir la réponse réflexe sans sommation » (p. 69). « La modification des lois de sommation, quand on applique la morphine sur la moelle, indique un changement certain de la chronaxie du neurone intercalaire et, puisque ni la chronaxie du sciatique, ni les lois de sommation ne varient lorsque l'application de morphine est faite sur le sciatique, et que le réflexe croisé peut répondre à l'excitation unique lorsque la chronaxie du neurone inter-

calaire est modifiée, on doit en conclure que cette modification se fait dans le sens d'une égalisation de la chronaxie de la moelle à celle du nerf » (p. 87).

L'action de la nicotine est inverse (mais elle élève également la chronaxie du sciatique); le refroidissement local de la moelle agit comme la nicotine; il en est de même du chlorure de calcium. Enfin, la compression du cerveau, selon la technique de A. et B. Chauchard, plaide également dans le même sens. De tout ceci résulte bien la notion de l'existence, dans les centres médullaires, de neurones intercalaires à grande chronaxie, cette dernière étant susceptible de varier selon certaines influences expérimentales.

Dario Acevedo, en 1930, dans son mémoire : « *Modification de l'excitabilité médullaire et thalamique chez la grenouille par action de l'ion brome* », apporte des résultats confirmatifs sous l'action du bromure de sodium qui abaisse chez la grenouille spinale la chronaxie des neurones intercalaires. Chez la grenouille thalamique, le réflexe médullaire est différent de ce qu'il est chez la grenouille spinale et fonctionne avec peu ou pas de sommation. Si l'on supprime l'action du thalamus chez un pareil animal, par de très petites doses de bromure de sodium (qui n'agissent pas sur la moelle), on voit apparaître la nécessité d'une certaine sommation. Autrement dit, cette grenouille thalamique tend à devenir une grenouille spinale. Par conséquent, l'action du thalamus exerce une subordination sur la moelle, subordination qui correspondait à un abaissement de la chronaxie des neurones médullaires.

La même démonstration a pu être réalisée par H. Schriever dans des expériences de refroidissement et de réchauffement localisés au niveau des différents étages de l'axe encéphalo-médullaire. Nous les retrouverons plus loin. Il en sera de même des expériences de M. Lapicque et F. Wahl, étudiant l'action de la caféine sur le temps de sommation du réflexe médullaire (1932), ainsi que de celles de P. Chauchard sur les sélaciens (1934).

Nous voyons donc que la grenouille thalamique diffère de la grenouille spinale par certains points. En particulier, pour le réflexe médullaire croisé, il y a diminution du pouvoir de sommation allant jusqu'à l'efficacité de l'excitation unique. Ainsi apparaît cette notion que, libérés de l'écorce, les centres sous-corticaux exercent

une influence continue sur les neurones intercalaires dont ils maintiennent abaissée la chronaxie. Il y a bien là une subordination réelle et les variations de celle-ci fournissent, pour les aiguillages de l'influx nerveux dans les centres, la même explication que celle déjà adoptée pour les aiguillages dans les neurones périphériques.

II. — SUBORDINATION DANS LES NEURONES VÉGÉTATIFS

Au niveau du système végétatif se manifeste également la subordination. Nous en donnerons deux exemples, dont le premier sera emprunté à E. Aburel et à A. et B. Chauchard (1931).

Ces auteurs ont recherché l'influence des centres en étudiant l'effet de la déconnexion du ganglion mésentérique inférieur d'avec les nerfs moteurs de la vessie chez le chien.

C'est ainsi qu'ils trouvent une différence de 50 0/0 entre les capacités chronaxiques d'un nerf hypogastrique intact (200 m μ F.) et du nerf symétrique sectionné au-dessus des électrodes, au-dessous du ganglion mésentérique inférieur (300 m μ F.). Dans une autre expérience, ils comparent, sur le même nerf, les valeurs avant et après section : le résultat est le même. Il ne s'agit pas, d'autre part, d'un effet de lésion, car, en mesurant à intervalles rapprochés la chronaxie du nerf après la section, on constate, comme sur le sciatique de la grenouille, une phase de diminution (jusqu'à 100 m μ F.), puis d'augmentation, enfin le tout aboutit à une stabilisation moins élevée mais supérieure à la valeur initiale (300 m μ F.). « Sur l'hypogastrique, nerf du système sympathique, la section a donc pour effet d'accroître la chronaxie... La valeur stable de chronaxie que l'on observe finalement, valeur plus élevée qu'avant la section, provient de la suppression des connexions avec les centres. »

La seconde expérience que nous citerons est celle de A. et B. Chauchard et Fieschi, et montre les effets de la section des fibres vaso-dilatatrices du nerf lingual sur leur excitabilité. Les excitations portent seulement sur les filets vaso-moteurs de la langue, à l'exclusion de ceux de la glande sous-maxillaire ; la pression est enregistrée dans l'artère linguale et dans la carotide primitive (bout cardiaque).

« Ces expériences montrent que, sous l'influence de la section, la

chronaxie du nerf lingual vaso-dilatateur augmente du simple au double ; la rhéobase s'élève dans une proportion au moins égale ; le temps de sommation ne varie pas.

« Cette augmentation de la chronaxie reste stable à l'opposé des simples effets de section qui sont toujours temporaires avec retour rapide à l'état normal. Il y a lieu plutôt de la rapprocher du phénomène observé par Mme Lapique en 1923 sur le nerf moteur de la grenouille...

« Nous apportons donc un nouvel exemple de subordination de la périphérie aux centres dans le domaine du sympathique... »

La notion de subordination acquiert donc bien progressivement un caractère suffisamment compréhensif pour permettre d'y voir une loi générale du fonctionnement normal du système nerveux.

CHAPITRE V

EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION AUX AGRESSIONS TOXIQUES DU SYSTÈME NERVEUX ET, EN PARTICULIER, A L'ANESTHÉSIE

La notion de subordination a trouvé un champ, à la fois d'applications et de confirmations, dans l'analyse des modifications produites dans l'excitabilité du système nerveux sous l'influence d'un certain nombre de drogues et spécialement sous l'influence des anesthésiques. Ces derniers présentent un intérêt capital, car, dans maintes expériences négatives, c'est leur emploi qui interdisait toute mise en évidence d'un phénomène de subordination.

Soulignons cependant qu'il importe de bien distinguer, spécialement au sujet des anesthésiques, deux ordres de modifications d'excitabilité, deux ordres de métachronoses.

Les unes sont réalisées indirectement, par l'intermédiaire d'une action des centres ; dans ce cas la drogue a bien été génératrice ou perturbatrice d'un mécanisme de subordination proprement dit.

D'autres sont réalisées par une modification directe de l'excitabilité du tissu ; il y a bien métachronose, mais métachronose sans subordination.

Il est bien certain que ces deux ordres de faits peuvent être extrêmement intéressants pour le physiologiste comme pour le neurologue, et nous allons les mentionner ; mais ce serait une faute lourde que de perdre de vue cette distinction entre les métachronoses directes et les métachronoses par subordination.

L'ensemble des deux ordres de faits correspondants apparaît déjà

remarquablement cohérent. Envisageons-le rapidement en groupant les documents d'après la nature des substances employées.

Le CHLOROFORME représente le prototype des médicaments altérant la subordination normale. Le fait a été prouvé, dès 1923, par M. Lapicque, dans son expérience princeps. Ceci est à distinguer soigneusement de l'action directe du chloroforme sur les cellules motrices corticales que firent bien connaître A. et B. Chauchard dans leur note à la Société de Biologie : « *Modifications des paramètres de l'excitabilité des zones motrices de l'écorce cérébrale sous l'influence du chloroforme* ». Ces auteurs avaient vérifié, dès 1921, que ce produit n'agit pas directement, sauf à concentration très élevée, sur l'excitabilité du système nerf-muscle. Ils ont suivi, pas à pas, la marche des phénomènes sur le cortex ; ils ont montré que, chez le chien profondément anesthésié, il était impossible d'obtenir une réponse dans les membres, quelle que soit l'intensité du courant.

Après élimination d'une partie du chloroforme, les stimuli retrouvent peu à peu leur efficacité, la rhéobase et la chronaxie s'abaissant progressivement ; les variations de cette dernière vont de 4 à 1. D'autre part, chez le chien non anesthésié, la valeur normale est fluctuante ; inversement, après l'anesthésie, quand la chronaxie a cessé de baisser, le chiffre final acquiert une stabilité remarquable.

Avec P. Chauchard, ils ont étudié, en 1933, l'influence du chloroforme sur l'excitabilité de l'appareil neuro-moteur chez les crustacés. Ils ont alors constaté que « la narcose chloroformique augmente la chronaxie du nerf moteur dans la même proportion que la section des connectifs péri-œsophagiens ; la séparation, par section, du ganglion moteur abdominal d'avec les ganglions cérébroïdes n'entraîne aucune variation nouvelle de la chronaxie : c'est donc bien une abolition de l'influence des centres supérieurs qui a été produite par le chloroforme ; la section du nerf détermine une nouvelle augmentation de sa chronaxie.

« L'action du chloroforme porte seulement sur les ganglions cérébroïdes, le fait que la section du nerf provoque une nouvelle augmentation de la chronaxie indiquant que le centre abdominal n'a pas été touché d'une façon appréciable par l'agent anesthésique. La durée de l'anesthésie a une grande importance : si le crabe a été soumis pendant un temps trop court à la chloroformisation, l'accroisse-

ment de la chronaxie est faible ; elle augmente très nettement avec la prolongation suffisante de l'anesthésie ».

Les mêmes auteurs ont encore soumis quelques roussettes à l'anesthésie générale, l'animal respirant dans l'eau de mer chloroformée ; dans ces conditions, l'état fluctuant de la chronaxie a fait place à un état stable.

N. Renescu a retrouvé, en 1931, cette augmentation de la chronaxie des nerfs périphériques sous l'influence de la narcose chloroformique.

On saisit ainsi, à l'évidence, quelles causes d'erreurs considérables introduit l'emploi du chloroforme dans les recherches portant sur les phénomènes de subordination. D'une part, de tels phénomènes peuvent disparaître complètement ; d'autre part, l'action du chloroforme porte plus ou moins électivement sur certains systèmes et peut créer, de toutes pièces, des apparences variées de phénomènes.

L'idéal à ce point de vue serait donc de mesurer toujours sans recourir à cet anesthésique. Malheureusement nous allons voir que les autres anesthésiques, comme maintes autres drogues, ne sont pas plus innocents.

La NICOTINE a été étudiée, comme cause de métachronose locale du cortex, dès 1927, par A. Rizzolo, qui pratiquait, selon la méthode de Baglioni et Amantea, des applications sur les points moteurs corticaux, pendant deux minutes, avec des disques de papier-filtre de 2 millimètres carrés imbibés d'une solution de nicotine à 1 0 0 dans du sérum physiologique. Etudiant les mouvements de flexion et d'extension de la patte antérieure, ainsi que le clignement de la paupière, il constate qu'une première application amène une baisse de chronaxie de 25 à 50 0/0 ; une seconde application prolonge cette baisse ou entraîne un début d'augmentation ; cette dernière est constante lors d'une troisième application et peut atteindre finalement le double de la valeur initiale.

Pratiquant alors l'ablation des zones correspondantes du cortex gris, il constate que la chronaxie de la substance blanche sous-jacente est restée normale. La nicotine a donc agi sur la substance grise seulement. Cependant les mêmes variations s'observent si la nicotine, après ablation préalable du cortex gris, est déposée d'emblée sur la substance blanche.

A. Rizzolo a constaté, par la même technique, des influences plus ou moins analogues avec la caféine et la théine, puis avec la strophanthine, mais non avec la saponine.

LES EFFETS DE L'ANESTHÉSIE A L'ÉTHÉR ont déjà été mentionnés par L. et M. Lapique, dans leur note de 1928 à la Société de Biologie, précédemment citée : « En outre, l'anesthésie exerce une influence considérable mais qui d'abord paraît peu claire. Si, après avoir constaté le rapport (tendance à l'égalisation), on redonne de l'éther, on trouve des chronaxies de part et d'autre augmentées ou diminuées, et des rapports très divers d'une expérience à une autre, et même d'un essai à l'autre sur le même animal. Une investigation plus serrée montre que la narcose profonde, assez difficile à obtenir sur le chien à l'éther seul, *inverse le rapport*, et que le chiffre trouvé dépend du degré de narcose, soit au cours de l'absorption d'éther, soit au cours du réveil ».

L'ALCOOL a fait l'objet de nombreux travaux de L. Lapique et S. Kajiwara, de A. et B. Chauchard et S. Kajiwara ; la thèse de ce dernier a réuni l'ensemble des documents correspondants. Partant d'une hypothèse de L. Lapique, que la titubation de l'homme ivre était peut-être liée à des modifications des chronaxies périphériques, les deux premiers auteurs ont fait des mesures chez le chien par la méthode des électrodes intermusculaires, l'injection, dans la saphène, d'alcool à 20 0/0, puis à 30 0 0 dans du sérum physiologique produisant la narcose ; ils constatent alors les variations suivantes :

	Extenseurs	Fléchisseurs
Pendant le sommeil.	43	44
Après le réveil	70	41
Après injection d'alcool.	55	53

On voit donc comment la narcose à l'alcool produit l'égalisation des chronaxies périphériques, chronaxies normalement dans un rapport d'environ 1 à 2.

En 1930, A. et B. Chauchard et S. Kajiwara ont repris les mêmes expériences, mais en faisant porter les mesures sur les chronaxies des neurones corticaux.

Le chien n'était pas anesthésié et l'excitation était faite à travers la dure-mère intacte. L'injection (ou l'absorption) d'alcool augmente la

chronaxie motrice corticale proportionnellement à la dose et au degré de torpeur; à un certain moment apparaît l'égalisation. D'autre part, les valeurs ainsi obtenues sont fixes et non oscillantes comme les valeurs trouvées avant l'administration d'alcool.

A la même date, G. et P. Varé, H. Verdier et N. Vidacovitch ont fait la même constatation, par administration de l'alcool avec une sonde œsophagienne à des chiens trépanés; la chronaxie corticale, après avoir baissé de moitié ou des deux tiers pendant la phase d'excitation, doublait quand apparaissait l'obnubilation et triplait lors de la torpeur.

La conclusion est donc, là encore, des plus nettes.

Le CHLORURE D'ÉTHYLE a été longuement étudié par A. Rudéanu dans sa thèse (1933); les mesures furent prises sur le long extenseur commun des orteils et sur le fléchisseur profond par la méthode des électrodes intermusculaires.

L'administration de chlorure d'éthyle, pendant 1 à 3 minutes, produit une égalisation de la chronaxie des antagonistes au moment du sommeil profond; cette égalisation fut obtenue dans 7 cas au niveau de la chronaxie la plus petite, dans 2 cas au niveau de la chronaxie la plus grande et dans un cas à un niveau intermédiaire. L'égalisation fut même suivie d'une inversion dans deux cas.

Lors du réveil, qui s'obtient en 1 à 2 minutes, le retour des chronaxies à leur valeur normale précède la récupération des mouvements.

La MORPHINE a été éprouvée par A. Rizzolo et A. et B. Chauchard, en tant que productrice d'une métachronose corticale motrice (abaissement stable de 50 à 80 0/0). Son action sur la périphérie a fait l'objet de recherches très complètes de M. Bonvallet, seule ou avec A. Rudéanu (1931) ou avec J. le Beau (1934); un chapitre de la thèse de M. Bonvallet (1935) est réservé à un exposé d'ensemble. Les mesures furent faites sur les pattes postérieures du chien et du lapin, par la méthode des électrodes intermusculaires. Chez le chien, le couple antagoniste étudié était soit celui du vaste interne et du semi-tendineux, soit celui de l'extenseur et du fléchisseur des orteils; ce dernier groupe fut seul étudié chez le lapin.

Sur quatorze chiens, la morphine produisit régulièrement l'égalisation des chronaxies antagonistes, par la voie sous-cutanée à la dose

1 à 4 centigrammes par kilogramme et en 80 minutes en moyenne, et par voie intraveineuse à la dose de 1 milligramme par kilogramme et en 30 minutes en moyenne ; l'égalisation fut obtenue, le plus souvent mais non toujours, au niveau du chiffre le plus bas. Chez le lapin, l'égalisation s'obtenait en 20 minutes en moyenne, mais la voie intraveineuse seule avait toujours été employée.

Lors de son étude de 1934, avec J. le Beau, M. Bonvallet prit des mesures sur les pattes antérieures du chien, dont le comportement pour les doses précédentes diffère de celui des pattes postérieures.

Or, lorsque l'égalisation des chronaxies des antagonistes apparaît au niveau des pattes postérieures, on voit, au niveau des pattes antérieures, la chronaxie du fléchisseur demeurer stable, tandis que celle de l'extenseur augmente encore (jusqu'au triple). Etudiant l'influence, à ce moment, de l'anesthésie chloroformique on constate que cette narcose entraîne immédiatement le retour du rapport à l'égalisation; dès le réveil, au contraire, les chiffres redeviennent ceux d'un animal simplement morphiné (1).

Citons en conclusion, les quelques lignes suivantes de la thèse de M. Bonvallet (pp. 51-52) : « la morphine administrée à une dose suffisante pour plonger le chien ou le lapin dans un état de prostration pouvant faciliter des opérations ou des prises de mesures, supprime les phénomènes de subordination sur les neurones moteurs des antagonistes des pattes postérieures, d'où il résulte que l'emploi de cet anesthésique doit être banni dans l'étude de ces phénomènes ».

La STRYCHNINE, alcaloïde si souvent utilisé dans les expériences de modifications de chronaxies chez la grenouille, a permis à M. Lapicque, en 1932, de mettre en évidence des phénomènes intéressant la subordination. Elle compara les changements de chronaxie déterminés sur le nerf moteur par l'action du poison, selon qu'on a laissé à l'animal tous ses centres, ou la moelle seule, ou encore la moelle étant détruite le nerf moteur seulement ; les comparaisons ont porté, d'une part, sur la dose minima nécessaire pour produire la curarisation dans chaque cas, d'autre part, sur la dose minima nécessaire pour faire apparaître une baisse de chronaxie d'un tiers, chez la grenouille à thalamus intact, chez la grenouille spinale et

(1) Nous aurons à revenir sur cette note à propos de cette différence de comportement des pattes antérieures et postérieures.

chez la grenouille à moelle détruite. Les conclusions sont : 1° Les doses de strychnine nécessaires pour produire le même effet sur l'excitabilité du nerf moteur sont environ quinze fois plus petites quand les centres supérieurs sont présents; 2° lorsqu'il y a de la raideur musculaire par suite d'injection de doses faibles de poison à des grenouilles thalamiques, *on constate une égalisation des chronaxies des muscles antagonistes.*

La BULBOCAPNINE a fait l'objet de deux notes à la Société de Biologie, puis d'une communication, à la Société de Neurologie (1928), de H. de Jong (d'Amsterdam) et de G. Bourguignon, intitulée : « *Action de la bulbocapnine sur la chronaxie chez le chat et chez l'homme normal* ».

« Chez deux animaux, la chronaxie augmenta dans les muscles ayant normalement la plus grande chronaxie (extenseur des orteils) et diminua dans ceux qui ont la plus petite chronaxie. La grande chronaxie est devenue environ 4 fois la normale et la petite chronaxie est devenue environ 1/3 de la normale. Le rapport des chronaxies est passé de 2/1 à 10/1 ou 12/1...

« Au moment de l'existence du syndrome moteur catatonique qui s'accompagne d'un peu de raideur musculaire, on trouve donc d'importantes modifications de la chronaxie comme on en trouve chez les déments précoces atteints de catatonie avec raideur musculaire. Lorsque ce syndrome moteur a disparu, les chronaxies sont revenues à leurs valeurs normales... »

Etudiant ensuite l'homme normal, ils concluent que :

« La régularité des effets cliniques s'accompagne de la régularité de l'action sur la chronaxie.

« Dans l'organisme entier, elles (les substances de ce type) paraissent agir plutôt sur l'équilibre des chronaxies. Il est donc vraisemblable que c'est par une action sur le centre que s'expliquent ces résultats. Nous savons, en effet, par les recherches de l'un de nous sur les variations de la chronaxie dans les lésions centrales, quel rôle important jouent les centres dans l'équilibre des chronaxies périphériques et qu'on observe très souvent une action inverse des lésions centrales sur les grandes et sur les petites chronaxies. »

En 1932, G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler ont repris l'étude de cet alcaloïde, à la dose de 0 g. 02 par kilogramme chez le chat décortiqué (décortication bilatérale dans deux cas, unilatérale dans

six cas). Dans ces conditions, les chronaxies augmentent, mais sans que se modifie le rapport des antagonistes (au contraire du chat non décortiqué). De plus, apparaît un certain hétérochronisme entre le nerf et certaines fibres musculaires, ceci dépendrait de l'action de centres sous-corticaux et cette action serait d'autant plus nette que les centres inférieurs seraient exclus (décérébration). Les auteurs concluent que, chez le chat décortiqué, la bulbo-capnine inhibe certains centres diencéphalo-mésencéphaliques.

L'ALDÉHYDE FORMIQUE, à doses physiologiques, a été expérimentée par D. Bennati (1930); elle produit une diminution d'excitabilité d'origine centrale, apparaissant après quelques minutes et disparaissant en moins de quarante minutes.

La PICROTOXINE a été étudiée, en 1935, par H. Schriever et G. Perschmann dans deux notes à la Société de Biologie, puis dans un mémoire des *Pflüg. Arch.*

Ayant vérifié que les doses faibles ne donnent pas de convulsions, ils recherchent les modifications des réflexes médullaires croisé et ipsilatéral.

1° Chez une grenouille mésencéphalique, l'application sur la tranche de section, d'un fragment d'ouate imbibé d'une solution de picrotoxine (à 1×10^{-5} 0/0) dans du liquide de Ringer, entraîne un aplatissement de la courbe de sommation, au point que l'excitation unique devient efficace.

Après ablation de l'ouate et lavage au Ringer, la sommation réapparaît au bout de 90 minutes.

2° La même expérience suivie, après un contact d'une heure, de l'ablation du mésencéphale, montre un relèvement très rapide de la courbe de sommation.

De tout ceci, il résulte que l'action de la picrotoxine sur le réflexe médullaire porte essentiellement sur le mésencéphale.

3° Cependant, dans les mêmes conditions, des doses fortes agissent légèrement sur le bulbe et des doses plus fortes encore sur la moelle.

4° Au point de vue des convulsions, l'aplatissement de la courbe de sommation apparaît comme la condition préalable *sine qua non* de celles-ci.

La seconde note de ces auteurs est consacrée à l'étude de l'anta-

gonisme de la picrotoxine et de différents produits : hydrate de chloral, paraldéhyde, etc... Dans les mêmes conditions expérimentales l'hydrate de chloral produit une action inverse (relèvement de la courbe de sommation). Une section secondaire intermésencéphalo-cérébelleuse ne supprime pas le phénomène. Donc l'hydrate de chloral avait déjà paralysé les centres mésencéphaliques que la picrotoxine excite. Cette région est bien celle où s'opère l'action antagoniste de ces deux substances sur la subordination médullaire.

L'action de la paraldéhyde est identique à celle de l'hydrate de chloral ; il en est sans doute de même pour le brome, l'uréthane, les barbituriques et le *datura stramonium*.

Les PYRÉTHRINES viennent d'être étudiées par O. Gaudin dans une note à la Société de Biologie : « *Action des pyréthrinés sur l'excitabilité neuro-musculaire et sur l'activité des centres modificateurs des chronaxies périphériques* ».

Les pyréthrinés exercent sur la chronaxie du sciatique de la grenouille une action inverse, selon que les connexions de ce nerf avec la moelle sont supprimées ou conservées. Il s'agit là d'une action centrale, car la ligature des nerfs lombaires d'un côté ne permet au phénomène d'apparaître que du côté opposé.

L'ensemble des travaux précédents met donc bien en évidence la place que doit tenir la subordination dans la symptomatologie des agressions toxiques du système nerveux. Cette notion vient compléter celle de la curarisation étudiée dans la première partie. Ces deux notions conjointes apparaissent maintenant comme indispensables à envisager, dans toute analyse de l'action d'une drogue sur le système nerveux. Même des médicaments apparemment incapables d'entraîner des modifications de l'excitabilité doivent en réalité être éprouvés à ce point de vue. C'est ainsi que H. Remers (« *Ueber den Einfluss des Insulins auf die motorische Chronaxie des Kaninchens* », 1936) vient de constater que l'insuline modifie considérablement la chronaxie du lapin, au niveau des pattes antérieures. Cependant J. M. D. Olmsted (1928) n'avait pas constaté, chez la grenouille (décérébrée ou spinale) insulinisée, de modifications chronaxiques, sauf s'il y avait apparition d'une rigidité. Nous verrons, à propos du système végétatif, les constatations de H. Altenburger et celles de

H. von Knorre, sur l'effet des injections d'insuline chez l'homme, comme celles de I. I. Nitzesco et A. Rudéanu chez le rat.

Par ailleurs, au seul point de vie retenu ici, de la subordination, on voit suffisamment la contribution acquise de la sorte. Parallèlement on en déduit facilement les précautions à observer pour mettre en évidence tout phénomène de cet ordre, en particulier la nécessité impérative de se mettre à l'abri de toute action médicamenteuse.

Il est inutile de souligner la proportion des expériences les plus classiques qui furent, en réalité, faussées de la sorte (1).

(1) Dans une communication très récente (*Soc. de Biologie*, 21 nov. 1936), A. Richard a annoncé, en note, que la chloralosane ne perturberait pas la subordination : « Chez le chien, suivant les conseils de L. Lapique, nous nous sommes assurés que la chloralosane ne supprime pas la subordination ; en effet, les chronaxies des antagonistes restent les mêmes avant et pendant l'anesthésie ». L'intérêt d'une telle notion est évident.

CHAPITRE VI

EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION AUX AGRESSIONS INFECTIEUSES DU SYSTÈME NERVEUX NON-INFLUENCE DE L'HYPERTHERMIE SUR LA SUBORDINATION

Nous pensons avoir été les premiers à montrer qu'un intérêt parallèle à celui des agressions toxiques sur le système nerveux est fourni par l'étude des agressions réalisées par les virus neurotropes.

G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler, avaient bien étudié, en 1927, trois cas humains de tétanos, et constaté des abaissements de chronaxies neuro-musculaires, la diminution portant surtout sur les muscles à grande chronaxie ; il en résultait une tendance à l'égalisation, qui nous paraît d'ailleurs intéressante dans une maladie comportant des contractures comme symptômes fondamentaux.

Mais, en réalité, le tétanos n'est une maladie infectieuse que localement, au niveau de la plaie. Au point de vue de l'organisme en général et au point de vue du système nerveux en particulier, le facteur actif est la toxine tétanique, et les modifications chronaxiques éventuelles dans cette affection s'apparentent plutôt à celles décrites dans le chapitre précédent. D'ailleurs, les auteurs précédents concluent eux-mêmes que la toxine tétanique a une affinité maxima pour les cellules radiculaires antérieures ayant la plus grande chronaxie.

Nos efforts ont porté, au contraire, sur des agressions virulentes

directes des cellules nerveuses. Le virus poliomyélitique représentait, à ce point de vue, un matériel de choix, d'autant que nous pouvions nous adresser à l'animal le plus proche de l'homme, c'est-à-dire au singe.

I. — POLIOMYÉLITE EXPÉRIMENTALE DU SINGE ET SUBORDINATION

Nos travaux ont été poursuivis, en 1933, au Laboratoire de A. Petit à l'Institut Pasteur, avec la collaboration de A. et B. Chauchard et de B. Erber. Ils ont été publiés, en 1934, dans différentes notes à la Société de Biologie et dans un mémoire des *Annales de l'Institut Pasteur*. Contentons-nous d'extraire de ce dernier les passages qui mettent en évidence l'intérêt d'étudier les phénomènes de subordination dans les maladies infectieuses du système nerveux.

Insistons tout d'abord sur le soin apporté dans la technique expérimentale, pour éviter toute altération dans le mécanisme de la subordination normale.

Pour définir rigoureusement les valeurs normales et pathologiques des chronaxies motrices, il nous a semblé indispensable de rejeter l'emploi de tout anesthésique. Dans ces conditions, le mode de contention de l'animal prenait une importance extrême, d'autant qu'il fallait obtenir l'immobilisation de la tête, afin d'explorer, sans risque de morsure, les membres antérieurs, spécialement au niveau de leur racine. Ce mode de contention, enfin, devait être relativement confortable pour obtenir un état de repos véritable de l'animal, permettant des mesures d'une certaine durée. C'est ainsi que nous sommes arrivés, après de multiples tâtonnements, à mettre au point un dispositif qui nous paraît mériter d'être conservé pour le maniement des singes. Ce dispositif réalise la fixation de la tête de l'animal dans un carcan matelassé; le tronc peut passer à volonté du décubitus ventral au décubitus dorsal et les membres peuvent être placés en extension ou en flexion. Après une série d'essais, nous avons adopté définitivement la position en décubitus dorsal, avec les quatre membres en extension.

Pour placer l'animal dans les meilleures conditions possible, il était étendu sur une couche épaisse d'ouate; comme les mesures duraient assez longtemps, souvent plus d'une heure, toute la partie du corps



Fig. 2. — Position de mesure et mode de contention. En angle, détail du dispositif de fermeture. Pour la netteté de la figure, le coussin et les bracciets d'ouate ont été supprimés.

sur laquelle ne portait pas l'examen était couverte d'une feuille d'ouate, pour éviter le refroidissement. Autour des poignets et des chevilles nous plaçons des bracelets d'ouate afin de pouvoir serrer suffisamment les cordes de l'appareil de contention sans blesser le singe (fig. 2).

Toutes les mesures qui suivent auront été prises dans cette attitude; ceci permet d'éliminer toute cause d'erreur liée à des modifications posturales.

PREMIÈRE SÉRIE D'INOCULATIONS.
INJECTION INTRACÉRÉBRALE

Une première série de singes avait été inoculée selon le mode habituellement utilisé pour l'étude expérimentale de la poliomyélite, c'est-à-dire par injection intracérébrale d'une émulsion de moelle virulente. Très rapidement, nous avons constaté que cette méthode, si elle offre le maximum de chances d'infection, provoque en réalité une affection très différente, au point de vue physiopathologique, de l'affection humaine spontanée. L'allure clinique est essentiellement celle d'une encéphalite, souvent rapidement mortelle. Elle ne laisse pas toujours saisir la paralysie des membres; celle-ci n'apparaît qu'à une date très tardive, parfois dans les dernières vingt-quatre heures. Une telle rapidité d'évolution ne permettait pas d'étudier les modifications de l'excitabilité dans des conditions comparables à celles de la maladie humaine.

Un exemple très démonstratif est fourni par l'expérience suivante :

Macacus cynomolgus n° 664. — Examen neurologique négatif. Température : 38°.

Inoculation intracérébrale (hémisphère droit), de 0 cm³ 3 d'émulsion à 15 0/0 de moelle virulente, dans l'eau physiologique.

A l'examen direct, aucun phénomène anormal jusqu'au quatrième jour. A ce moment, la température s'élève à 39°6, mais l'animal ne présente ni trouble moteur, ni modifications des réflexes : il se défend d'ailleurs parfaitement, dans sa cage, contre les essais de capture.

Au cinquième jour apparaît un état d'abattement; l'animal reste immobile, se débattant seulement quand on veut le saisir. Il grimpe, mais avec moins d'aisance, les membres postérieurs ne semblent plus indemnes, les réflexes sont cependant toujours normaux, la température est à 39°.

Au septième jour la prostration est extrême, l'amaigrissement est marqué, la température baisse, le train postérieur est nettement paralysé, les réflexes tendineux sont abolis, l'animal présente des troubles sphinctériens et des troubles intenses de la déglutition.

TABLEAU I (N° 664)

Valeurs successives des chronaxies à partir du jour de l'inoculation, le premier jour correspond au lendemain de celle-ci, les chiffres concernant les côtés droit et gauche sont placés côte à côte. Les mesures du premier jour sont incomplètes, par suite d'un mauvais fonctionnement de l'appareil.

JOURS	AVANT		1 ^{er} JOUR		2 ^e JOUR		4 ^e JOUR		5 ^e JOUR		7 ^e JOUR		8 ^e JOUR	
	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G
Côtés														
Quadriceps.	0,12	0,10	0,21		0,18		0,12		0,12	0,14	0,12	0,16	0,10	0,11
Adducteur	0,12	0,12	0,21		0,18	0,12	0,14	0,10	0,12	0,10	0,12	0,10	0,10	0,14
Demi-membraneux	0,19	0,18	0,30		0,18	0,14	0,14	0,30	0,14	0,12	0,20	0,14	0,20	0,40
Extenseur des doigts	0,26	0,22	0,22		0,12	0,21	0,12	0,26	0,26	0,28	0,22	0,14	0,12	0,60
Fléchisseur des doigts	0,32	0,16	0,11		0,16	0,20	0,12	0,28	0,12	0,28	0,10	0,14	0,12	0,30
Biceps	0,18	0,19			0,14	0,20	0,16	0,10	0,10	0,12	0,30	0,24	0,10	0,30
Vaste interne	0,12	0,10			0,12	0,12	0,12	0,12	0,14	0,12	0,10	0,10	0,12	0,12
Extenseur des doigts	0,14	0,14			0,14	0,30	0,10	0,30	0,14	0,28	0,70	0,80	1,30	1,20
Fléchisseur des doigts	0,20	0,22			0,32	0,20	0,20	0,20	0,14	0,28	0,10	0,16	0,12	0,12

Il meurt le lendemain, hypothermique (36°), en état de quadriplégie flasque non douteuse.

L'examen histologique de la moelle montre des lésions typiques de poliomyélite.

C'est ainsi que, sur une coupe de la région lombaire, on note une infiltration de la pie-mère et une infiltration généralisée de l'axe gris de la moelle, les manchons périvasculaires ne sont que peu développés.

Au niveau des cornes antérieures, les cellules motrices ont disparu à peu près en totalité. Leur emplacement est occupé par des amas de polynucléaires et de neuronophages; il ne reste plus trace du cytoplasme. Les rares vestiges des cellules motrices qui subsistent sont envahis par des neuronophages mononucléés et quelques polynucléaires. Aucun noyau n'est visible sur la coupe examinée, on retrouve quelques fragments de prolongements cellulaires.

Au point de vue des mesures de chronaxie (Tableau I et figure 3), une élévation notable n'apparut que le septième jour, portant sur les muscles extenseurs des membres antérieurs. Elle s'accrut le lendemain, en même temps que le même phénomène débutait au niveau du membre postérieur gauche.

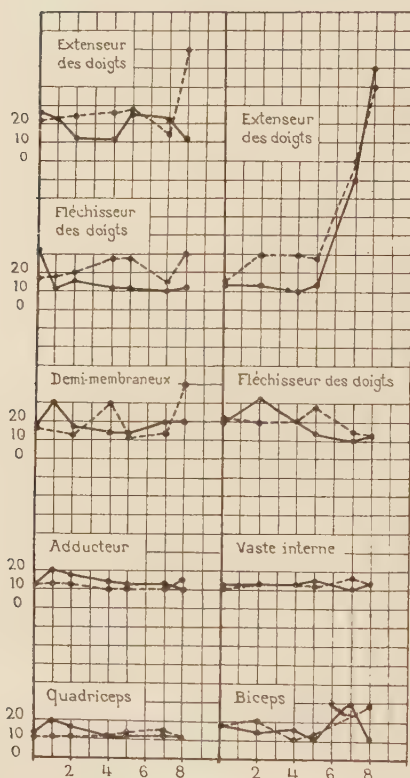


Fig. 3. — Singe n° 664. Valeurs successives des chronaxies. Les graphiques des membres postérieurs (cinq muscles) sont superposés dans la moitié droite, ceux des membres antérieurs (quatre muscles) dans la moitié gauche. Les traits pleins représentent les muscles du côté droit, les traits discontinus les muscles du côté gauche.

En abscisses : nombre de jours à partir de l'inoculation.

En ordonnées : valeurs des chronaxies en millièmes de seconde (σ).

La seule modification précoce, que nous puissions saisir dans cette observation porte sur le rapport des chronaxies des muscles antagonistes. Elle se traduit tantôt par une égalisation, tantôt par une inversion — mais dans un sens ou dans l'autre — des valeurs primitives; ces variations s'objectivent facilement sur les graphiques, sous forme de croisements des courbes correspondantes (fig. 4).

Une telle constatation nous paraît correspondre à un phénomène très général, d'ordre encéphalique. On sait que L. et M. Lapicque ont observé chez le chien, pendant la narcose par l'éther, une modification profonde du rapport des antagonistes tendant à le rapprocher de l'unité, le rapport pouvant même s'inverser après cette phase d'égalisation. En 1930, L. Lapicque et Kajiwara retrouvèrent la même tendance à l'égalisation des chronaxies des muscles antagonistes, en administrant au chien de l'alcool. Par la suite, d'autres élèves de L. Lapicque, principalement A. Rudeanu et M. Bonvallet notent l'inversion du même rapport, soit après action du chlorure d'éthyle et d'autres substances comme la morphine ou la scopolamine, soit après des lésions encéphaliques, telles qu'ablation de l'écorce ou des canaux semi-circulaires. Enfin A. et B. Chauchard et Kajiwara, sans lésion et sans introduction de toxique, observent des modifications du rapport des antagonistes au cours de la compression du cerveau aboutissant à une narcose plus ou moins profonde.

On voit donc que lorsqu'on agit sur le cerveau par un procédé quelconque, on déclenche parallèlement une perturbation des chronaxies des muscles antagonistes. Dans l'expérience précédente on pouvait envisager le rôle, soit du développement du virus, soit du traumatisme résultant de l'inoculation intracérébrale elle-même. La nature du phénomène encéphalique responsable ne pouvait donc plus être déduite d'expériences faites dans ces conditions. Nous verrons, par contre, comment le même phénomène se retrouvera dans d'autres expériences pratiquées à l'abri de cette cause d'erreur.

Dans tous les cas, il se dégageait de cette première série de

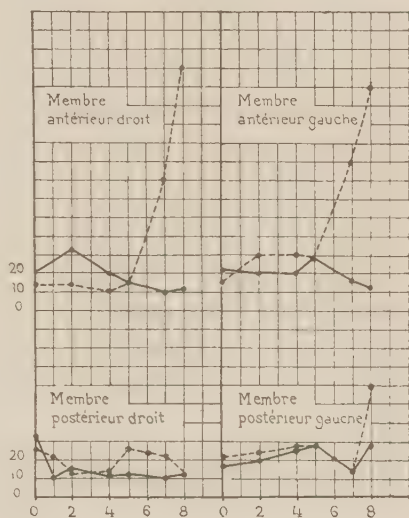


Fig. 4. — Singe n° 664. Graphiques comparatifs des systèmes antagonistes : extenseur-fléchisseur des doigts (fléchisseur en trait plein, extenseur en trait discontinu).

recherches une notion expérimentale précise : la nécessité d'utiliser d'autres voies d'inoculation. L'inoculation intracérébrale est devenue à juste titre, pour la transmission de la poliomyélite, la méthode de choix, celle qui donne en pathologie expérimentale le maximum de chances de succès. Mais, au point de vue de la pathologie comparée, elle s'écarte singulièrement, dans ses conséquences, de la forme banale de la maladie humaine spontanée. A regarder en effet d'un peu haut l'affection expérimentale ainsi réalisée, on s'aperçoit que celle-ci traduit l'évolution, chez l'animal, d'un processus initialement cérébral, d'une encéphalite proprement dite, comme en témoignent la somnolence, la prostration, la fièvre, qui sont parfois les seuls signes observés jusqu'à la mort. Si, même dans de tels cas, la constatation de lésions anatomiques médullaires est de règle, cette phase de poliomyélite est nettement secondaire à la phase d'encéphalite. Son extériorisation clinique sous forme de paralysies flasques, de type périphérique, analogues par conséquent à celles de la forme banale de la maladie humaine, n'est ordinairement que terminale, préagonique, à moins que l'animal ne succombe pas. D'ailleurs, si la modalité de la transmission de l'affection humaine constitue encore, à l'heure actuelle, le chapitre peut-être le moins clair de l'histoire de la poliomyélite, il ne saurait évidemment s'agir d'une infection intracérébrale directe.

C'est donc pour différentes raisons qu'il nous fallait rejeter l'inoculation intracérébrale.

.

INOCULATION INTRAPÉRITONÉALE MÉDIANE HAUTE

En présence des résultats obtenus après injection intrapéritonéale basse et latérale nous adoptâmes un point d'inoculation strictement médian et situé aussi haut que possible, dans la région sus-ombilicale.

L'analyse des résultats obtenus, en observant ces précautions, permet de distinguer trois types d'évolution.

1° ÉVOLUTION MORTELLE RAPIDE,
AVEC ÉBAUCHE TARDIVE D'ÉLEVATION DES CHRONAXIES

L'expérience suivante représente un exemple très net de cette première modalité évolutive, analogue à celle des expériences précédentes.

Macacus cynomolgus n° 670. — 3.000 grammes. Examen neurologique négatif. Température 38°6 (l'animal s'était fortement débattu).

TABLEAU II (N° 670)

JOURS	AVANT		3 ^e JOUR		5 ^e JOUR		8 ^e JOUR	
Côtés	D	G	D	G	D	G	D	G
Quadriceps.	0,40	0,40	0,25	0,09	0,40	0,42	0,42	0,49
Adducteur.	0,40	0,40	0,25	0,09	0,09	0,22	0,21	0,30
Demi-membraneux	0,42	0,20	0,40	0,09	0,42	0,18	0,42	0,43
Extenseur des doigts . . .	0,18	0,38	0,18	0,44	0,45	0,40	0,29	0,25
Fléchisseur des doigts . .	0,44	0,42	0,25	0,44	0,42	0,22	0,50	0,36
Biceps	0,24	0,44	0,29	0,29	0,40	0,48	0,45	0,25
Vaste interne	0,40	0,48	0,40	0,40	0,08	0,09	0,46	0,45
Extenseur des doigts . . .	0,48	0,28	0,48	0,50	0,28	0,30	0,36	0,60
Fléchisseur des doigts . .	0,42	0,38	0,32	0,70	0,42	0,08	0,45	0,60

Inoculation intrapéritonéale, à la partie haute de la ligne blanche, de 3 centimètres cubes d'émulsion de moelle virulente. Pendant une semaine, l'animal ne présente que quelques signes généraux : indifférence, abattement et un peu d'hyperesthésie vers le cinquième jour ; la température reste invariable à 38°6.

Les modifications chronaxiques restent légères pendant la même période ; on observe cependant des croisements répétés des courbes des chronaxies des muscles antagonistes des doigts et cela dès le troisième jour (Tableau II et figure 5).

Au huitième jour, on voit s'affaiblir les réflexes tendineux en même temps que se produit une augmentation des chronaxies des muscles distaux des membres antérieurs. Au neuvième jour la paralysie du membre antérieur droit est indiscutable, mais la mort survient le lendemain.

L'examen histologique de la moelle présente cette particularité que les lésions sont très différentes au niveau des renflements cervical et lombaire. La prédominance au niveau du premier est très nette et ceci s'accorde parfaitement avec les constatations cliniques et chronaxiques.

Coupe de moelle cervicale. — La coupe ne montre pas de méninges, mais il devait y avoir une forte infiltration de la pie-mère, si l'on en juge par l'infiltration du sillon antérieur ; infiltration de la moelle avec congestion vasculaire, sans manchons périvasculaires.

Dans les cornes antérieures, les cellules motrices subsistent, plus ou moins envahies par les neuronophages qui n'ont cependant fait disparaître entièrement aucune cellule. Le noyau apparaît rétracté et plus ou moins sombre. Le cytoplasme est homogène. On retrouve quelques prolongements cellulaires, ne subsistant que sur une assez faible étendue.

Coupe de moelle lombaire. — Pas d'infiltration de la pie-mère ; le sillon antérieur n'est que très peu infiltré ; congestion vasculaire, avec manchons peu développés. Cellules des cornes antérieures entières et nettes ; un certain nombre d'entre elles (d'un côté surtout) présentent des prolongements cellulaires que l'on peut suivre parfois assez loin. Le noyau est normal ; les corps de Nissl sont très nets. Il y a absence complète de neuronophagie.

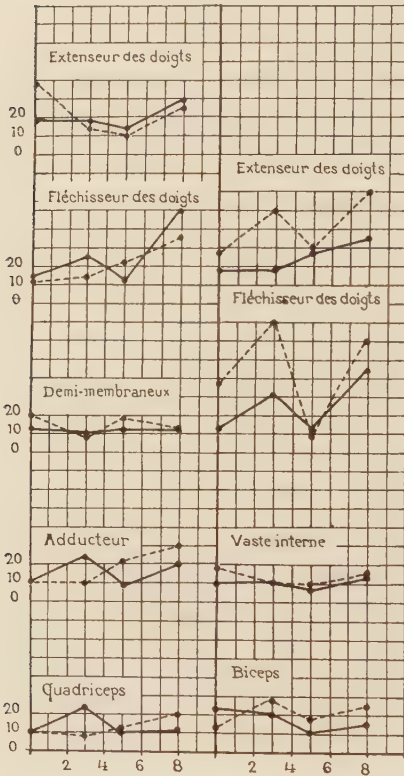


Fig. 5. — Singe n° 670.
Même légende que fig. 3.

Nous retrouvons là le même mode d'évolution trop rapide, déjà noté. Les cas de ce genre doivent être éliminés, puisqu'ils ne permettent pas de pratiquer des mesures chronaxiques répétées.

2° ÉVOLUTION MORTELLE PLUS LENTE, AVEC ÉLÉVATION RÉGULIÈRE ET A TENDANCE GÉNÉRALISÉE DES CHRONAXIES

Ce type évolutif est capital, car c'est lui qui reproduit au maximum le syndrome paralytique périphérique de la maladie humaine. C'est lui, d'autre part, qui va permettre de saisir un parallélisme

rigoureux entre les signes cliniques et les modifications chronaxiques.

L'expérience suivante nous semble particulièrement démonstrative.

Macacus cynomolgus n° 699. — 1.030 grammes. Examen neurologique négatif. Température 39° (température ambiante très élevée).

Inoculation intrapéritonéale médiane haute, de 2 centimètres cubes d'émulsion virulente. Pendant les treize premiers jours, on n'observe aucun phénomène clinique anormal.

Par contre, l'examen chronaxique montre, dès le troisième jour, des croisements, qui se répéteront, des courbes des chronaxies des muscles antagonistes.

La paralysie débute au treizième jour, au niveau des membres postérieurs, où elle n'est d'abord que très légère ; une abolition presque complète des réflexes tendineux apparaît en même temps. On observe parallèlement une élévation rapidement progressive des chronaxies des muscles du segment proximal des membres postérieurs. En quatre jours les chronaxies atteindront des valeurs vingt fois supérieures à la normale (Tableau III et figure 6). Au quatorzième jour on voit apparaître de l'hypothermie (36°4) ; l'animal semble serrer moins bien avec les doigts du membre antérieur gauche. Le lendemain, la paralysie des membres antérieurs est indiscutable. L'élévation de la valeur des chronaxies des membres postérieurs continue, rapide. Les chronaxies des membres antérieurs s'élèvent à leur tour, surtout au niveau des muscles du segment proximal ; les fléchisseurs des doigts semblent seuls épargnés (fig. 7).

A cette période avancée de l'évolution, on observe, indépendamment des modifications en valeur absolue des chronaxies, des croisements à nouveau très accentués des courbes des chronaxies des muscles antagonistes des doigts, au niveau des quatre membres.

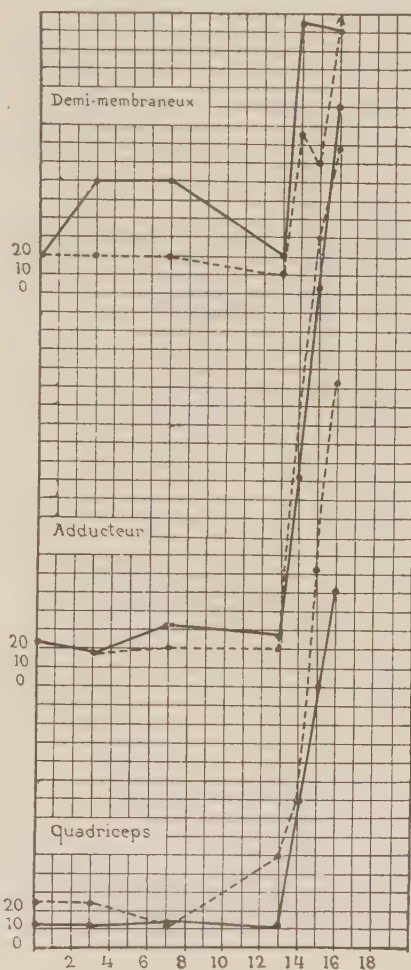


Fig. 6. — Singe n° 699. Membres postérieurs, muscles de la racine. Voir la légende de la figure 3. La courbe du demi-membraneux gauche devrait dépasser la limite supérieure du tableau.

L'animal meurt le dix-septième jour, la température ayant continué régulièrement à décroître (34°8 la veille de la mort).

Nous signalerons incidemment des mesures de chronaxie faites chez cet animal au niveau de la queue. La veille de la mort, la chronaxie, pour le mouvement de redressement, était encore normale (de 0°12-0°18). Cette constatation chronaxique n'est pas pour nous surprendre, l'intégrité de la queue, même chez les animaux paralysés au maximum, est un fait constant.

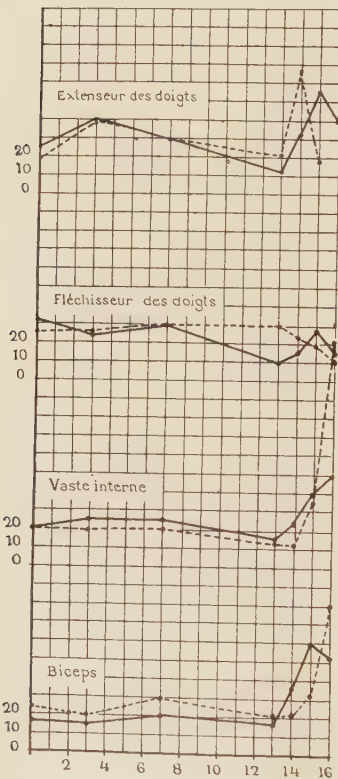


Fig. 7. — Singe n° 699. Membres antérieurs. Même légende que figure 3.

Après une incubation de treize jours, muette en apparence, nous avons vu se prendre successivement les membres postérieurs, puis les membres antérieurs. Cette observation est remarquable encore par le parallélisme des données cliniques, chronaxiques et anatomiques. L'élévation des chronaxies a reflété très fidèlement la même évolution.

L'examen histologique de la moelle a montré des lésions typiques, moins aiguës que celles des cas précédents.

Une coupe de *moelle lombaire* montre l'infiltration de la pie-mère et du sillon médian antérieur; l'infiltration de l'axe gris est d'intensité moyenne, sauf dans quelques plages où elle est assez dense. La congestion vasculaire est peu accusée et les manchons périvasculaires ne sont qu'ébauchés. Au niveau des cornes antérieures les cellules sont peu nombreuses, le cytoplasme des corps cellulaires décelables est nécrosé, leurs noyaux sont nets et quelques prolongements sont encore visibles. Certaines cellules sont le siège d'un processus de neuronophagie par éléments mononucléés. Par endroits existent d'autres figures de destruction plus avancée; mais partout l'infiltration et la neuronophagie sont le fait de cellules mononucléées et non de polynucléaires.

Au niveau de la *moelle cervicale*, l'infiltration des méninges, du sillon médian antérieur et de la substance grise est moindre. La congestion vasculaire est peu accentuée. Les cellules des cornes antérieures sont nécrosées, mais leur neuronophagie (par des éléments mononucléés) n'est que peu avancée.

Cette observation est particulièrement intéressante. Elle offre d'une part une grande analogie avec ce qui se présente chez l'homme au cours d'une forme grave de poliomyélite.

TABLEAU III (N° 699)

JOURS	AVANT		3 ^e JOUR		7 ^e JOUR		13 ^e JOUR		14 ^e JOUR		15 ^e JOUR		16 ^e JOUR	
	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G
Côtés														
Quadriceps.	0,12	0,25	0,42	0,25	0,43	0,42	0,42	0,50	0,88	0,84	1,4	2,2	4,92	3,2
Adducteur	0,25	0,25	0,19	0,19	0,32	0,21	0,30	0,20	1,22	0,78	2,2	2,4	3,20	3
Demi-membraneux	0,25	0,20	0,60	0,20	0,60	0,20	0,20	0,11	1,44	0,98	1,42	0,8	4,40	2,80
Extenseur des doigts	0,11	0,16	0,20	0,50	0,28	0,20	0,15	0,25	0,14	0,32	0,36	0,12	0,32	0,15
Fléchisseur des doigts	0,20	0,36	0,45	0,25	0,20	0,18	0,30	0,70	0,14	0,12	0,36	0,12	0,32	0,15
Biceps	0,16	0,25	0,15	0,20	0,20	0,30	0,16	0,21	0,36	0,22	0,60	0,32	0,52	0,80
Vaste interne	0,21	0,20	0,25	0,20	0,25	0,20	0,15	0,44	0,24	0,12	0,40	0,36	0,50	1,22
Extenseur des doigts	0,25	0,19	0,40	0,39	0,30	0,30	0,13	0,22	0,32	0,68	0,56	0,18	0,40	0,40
Fléchisseur des doigts	0,32	0,25	0,23	0,25	0,30	0,30	0,10	0,30	0,15	0,24	0,28	0,20	0,15	0,15

L'examen histologique, enfin, a montré également la priorité et la prédominance des lésions lombaires sur les lésions cervicales. Nous ne pensons pas que l'on puisse fournir un document comparatif plus complet que cette observation.

Un dernier fait mérite d'être souligné, il prend toute sa valeur dans cette expérience, que nous croyons à l'abri de tout reproche. Nous retrouvons chez cet animal, dès le troisième jour de l'incubation, les modifications chronaxiques portant sur le rapport des valeurs concernant les muscles antagonistes des extrémités. Dans ces conditions, cette constatation nous paraît maintenant réellement significative. Elle oblige à envisager la réalité de perturbations cérébrales précoces, perturbations qui ne peuvent plus être le fait du mode d'inoculation et qui doivent apparaître au contraire comme la signature chronaxique d'une dissémination encéphalique précoce du virus poliomyélitique. L'intérêt doctrinal d'un tel phénomène, que seule la mesure de l'excitabilité par la chronaxie a permis de déceler, n'a pas besoin d'être soulignée par ailleurs.

Dans ces conditions, une dernière question se pose. Le phénomène va-t-il se retrouver dans les cas où l'inoculation n'aboutirait pas à l'extériorisation de la maladie, cas pouvant traduire soit un échec réel, soit une forme abortive, soit même une forme inapparente de la maladie, au sens de Nicolle. C'est à cette question que nous avons cherché à répondre par la dernière série de nos expériences.

3° ABSENCE DE PHÉNOMÈNES CLINIQUES,

AVEC MODIFICATIONS CHRONAXIQUES PRÉCOCES ET TRANSITOIRES

Dans un certain nombre de cas l'inoculation intrapéritonéale d'une dose équivalente du même virus semble n'entraîner aucune conséquence clinique. Cependant l'étude des chronaxies nous a montré les mêmes croisements précoces des courbes correspondant aux chronaxies des muscles antagonistes des extrémités.

(Suivent deux expériences typiques de ce genre).

Terminons en donnant la partie des conclusions de ce mémoire concernant les phénomènes de subordination ainsi mis en évidence :

« l'étude chronaxique montre un parallélisme rigoureux entre

l'évolution des paralysies et les courbes des valeurs des chronaxies correspondantes. Elle permet de déceler, d'autre part, quelques jours avant la fin de la période latente d'incubation, des modifications chronaxiques, minimes au point de vue quantitatif, mais réalisant néanmoins des égalisations ou même des inversions des rapports des chronaxies des muscles antagonistes des extrémités. Une telle constatation apparaît actuellement d'une application peu pratique au diagnostic précoce de la maladie humaine. L'intérêt doctrinal de cette étude chronaxique est cependant certain, car elle implique l'existence d'une perturbation cérébrale antérieure à l'éclosion apparente de l'affection, d'autant qu'elle se retrouve également dans les formes qui apparaîtront ultérieurement comme des formes abortives ou inapparentes. Elle témoigne sans doute de la constance d'une dissémination encéphalique précoce du virus poliomyélitique jusqu'alors insoupçonnée. »

II. — FIÈVRE JAUNE EXPÉRIMENTALE DU « MACACUS RHESUS » NON-INFLUENCE DE L'HYPERTHERMIE SUR LA SUBORDINATION

A titre de contrôle, nous ne ferons que mentionner ici les résultats de nos recherches chronaxiques encore inédites, effectuées en 1934 avec G. J. Stéfanopoulo, au laboratoire du professeur Pettit, sur la fièvre jaune expérimentale du *Macacus rhesus*. Il nous paraît inutile de rapporter ici le détail des mesures effectuées sur cinq macaques différents, qui, après inoculation avec du virus amaril, moururent en quelques jours de fièvre jaune typique. En effet, il ne nous fut pas donné de retrouver chez ces animaux, des phénomènes comparables à ceux observés chez les singes poliomyélitiques. Il y a donc là une première constatation négative intéressante puisqu'à une absence d'atteintes nerveuses correspondit l'intégrité du rapport des chronaxies des antagonistes.

La deuxième constatation négative, celle qui nous fait surtout mentionner cette série de recherches, réside dans le fait que de tels animaux présentèrent des modifications importantes de la température (jusqu'à 41°), et que les variations thermiques ne modifièrent en

rien la subordination normale des extrémités. Cette dernière constatation mériterait d'être vérifiée dans d'autres circonstances, ce qui serait facile grâce à la pyrétothérapie chimique, à condition de choisir des modificateurs de la température dépourvus de toute action directe sur la chronaxie.

Cette indépendance de la subordination et de la fièvre donne toute leur valeur à nos recherches précédentes sur la poliomyélite expérimentale du singe. Par ailleurs, ces dernières montrent qu'il y a dans la notion de subordination tout un domaine d'avenir pour la pathologie infectieuse du système nerveux (1).

(1) Un tel intérêt vient même d'être étendu aux infections chroniques, telle celle réalisée par le bacille de Stéfansky. B. Chauchard et V. Chorine (1936) ont trouvé, dans la lèpre des rats, que les chronaxies des muscles des extrémités s'élèvent, jusqu'au quadruple, au fur et à mesure que l'affection progresse. Par contre, le rapport des chronaxies des antagonistes reste inchangé, sauf à la période terminale, où la chronaxie des extenseurs s'allonge au point que le muscle peut cesser de répondre. L'anesthésie à l'éther entraîne l'égalisation des chronaxies des antagonistes comme à l'état normal, mais à un niveau plus bas (ce qui traduit peut-être un état irritatif, de même que la mesure de la rhéobase).

DEUXIÈME BILAN

Grâce à la notion de chronaxie, la condition préalable de Sherrington du choix, pour l'influx nerveux, d'un aiguillage déterminé recevait satisfaction. La notion de la subordination étant acquise, un tel choix va cesser d'être immuable et une infinité d'aiguillages va pouvoir, en quelque sorte, s'ouvrir ou se fermer.

D'emblée apparaît plus que redoutable toute tentative pour aborder l'analyse de ce qui constitue véritablement un déterminisme à la fois aussi immense dans son domaine, qu'infini dans la diversité de ses formules. En réduisant le problème à un schéma aussi squelettique que possible, on doit encore envisager tout aiguillage élémentaire, neuro-musculaire par exemple, comme subordonné aux commandes successivement hiérarchisées des différents centres de tous les étages du système nerveux. Quelle somme de combinaisons ceci représente déjà ! Mais, inversement, les centres sont eux-mêmes soumis aux influences de la périphérie, d'où nouvelle somme de combinaisons, à la puissance supérieure pourrait-on dire. Même remarque sur la nécessité de faire intervenir, d'autre part, tout ce que l'on peut exprimer dans cette formule commode : le milieu intérieur. Et cependant c'est tout ceci qui constitue, en première approximation, *la vie nerveuse*.

Est-il besoin, dans ces conditions, de souligner combien il sera artificiel de prétendre isoler un seul centre et mieux encore d'y considérer une seule action. Il faut pourtant se résigner à aller du simple au composé, en distinguant déjà le système nerveux cérébro-spinal et le système nerveux végétatif (avec ses dépendances viscérales et endocriniennes). On a le droit d'espérer dégager, d'abord, quelques influences, simples dans leurs variations et élémentaires dans leur extension, puis d'opérer, secondairement, quelques recoupements plus précis et à moins courtes distances.

Une autre remarque concerne le choix des documents que nous allons analyser dans la troisième partie ; nous l'avons voulu systématiquement assez large, et nous avons mentionné nombre de faits débordant le cadre strict des phénomènes de pure subordination. Cette attitude nous a paru préférable à différents titres. Certes, on ne saurait trop répéter que toute métachronose ne veut nullement dire mise en jeu, dans un sens actif ou inhibiteur, d'un mécanisme de subordination. Mais, inversement, certaines métachronoses qui paraissaient, d'abord, ne traduire qu'une simple action pharmacodynamique, ont pu être intégrées secondairement dans un processus subordonateur, ou tout au moins paraître agir comme un neuro-mimétique (un subordinato-mimétique, pourrait-on dire, si le terme n'était pas euphoniquement désagréable). D'autre part, un exposé enrichi des documents concernant l'action de certaines drogues, comme l'action de facteurs pathologiques (toxi-infectieux, traumatiques, etc.), apparaîtra peut-être plus suggestif à certaines catégories de lecteurs, tels les cliniciens neurologistes. L'idéal serait, évidemment, de citer toutes les métachronoses en les discriminant ; malheureusement, nous ne pourrions le tenter qu'occasionnellement.

Par ailleurs, est-il également nécessaire de souligner à quel point un tel effort sera incomplet, malgré l'impressionnante masse des documents déjà recueillis. C'est vouloir dresser une carte où prédomineront, et de combien, les espaces vides des *terra ignota* ! Peut-être malgré tout, n'est-il pas inutile de tenter déjà l'ébauche de cette première carte.

TROISIÈME PARTIE

MODALITÉS DE LA SUBORDINATION
AU NIVEAU DES DIFFÉRENTS ÉTAGES
DU SYSTÈME NERVEUX

TROISIÈME PARTIE

A. — SYSTÈME CÉRÉBRO-SPINAL

CHAPITRE PREMIER

TÉLENCÉPHALE ET SUBORDINATION

C'est par simple commodité que nous abordons l'étude du système cérébro-spinal selon un ordre descendant, du cortex vers la périphérie. Cette dernière pouvait peut-être apparaître *a priori* comme le domaine le plus subordonné ; en réalité, nous n'en avons aucune certitude.

Spécifions, d'autre part, que, pour la même raison de commodité, le terme de télencéphale signifiera pour nous la totalité des zones corticales et sous-corticales de l'hémisphère cérébral, à l'exclusion du corps strié, qui lui appartient cependant embryologiquement, soit par sa totalité (conception classique), soit, pour Hiss, par sa partie externe seulement (noyau caudé et putamen formant le *neostriatum*). D'ailleurs, physiologiquement parlant, un animal décortiqué doit avoir conservé intact l'ensemble des noyaux gris de la base.

Inversement, certains auteurs, pour le problème envisagé ici, ont parlé simplement de cortex, parfois même implicitement du seul cortex moteur ; en réalité, le plus souvent, cortex et sous-cortex

seront en jeu et la zone intéressée dépassera largement la zone motrice. Ces réserves faites, classons rapidement les documents actuellement recueillis chez l'animal, puis chez l'homme.

A. — RECHERCHES CHEZ L'ANIMAL

SUBORDINATION SUR LE TÉLENCÉPHALE

ACTIONS PHARMACODYNAMIQUES A DISTANCE. — Nous avons vu, dans le chapitre des agressions toxiques du système nerveux, que l'application directe de certaines drogues sur le cortex modifiait les chronaxies corticales ; il ne s'agit pas là d'un phénomène de subordination réelle. Il n'y a pas non plus forcément subordination corticale véritable, quand des agents pharmacodynamiques introduits à distance modifient les chronaxies corticales et entraînent des changements d'excitabilité dans les neurones sous-jacents. Nous avons vu, en particulier, qu'une influence de ce genre était réalisée par divers agents anesthésiques. Nous n'en reprendrons point l'énumération et nous nous contenterons de citer ici un dernier exemple, non encore mentionné mais qui paraîtra peut-être intéressant quand nous aurons étudié le système végétatif :

H. Cardot, J. Régulier et D. Santenoise (1926) ont constaté que l'injection intraveineuse d'atropine (fraîche) fait tripler ou quadrupler la chronaxie du gyrus sigmoïde du chien, alors que l'injection d'ésérine entraîne une baisse plus rapide et plus forte (jusqu'au dixième de la valeur initiale).

EXCITATIONS CENTRIPÈTES A DISTANCE. — De nombreux documents pourraient être cités :

A. Rizzolo et A. et B. Chauchard (1926) ont constaté de telles variations corticales sous l'influence d'applications sur la conjonctive de V gouttes de cocaïne à 5 0,0, répétées toutes les dix ou quinze minutes. Pendant les premières heures, la chronaxie du centre du clignement baisse seule ; secondairement, celles de la flexion et de l'extension des pattes baissent à leur tour ; plus tard, toutes les chronaxies se relèvent, au point de dépasser leurs valeurs initiales. Une telle action n'est pas exclusivement réalisée par voie vasculaire,

car les mêmes recherches, faites après injection intra-péritonéale, montrent qu'une action par voie sanguine n'apparaît que secondairement.

L'*excitation électrique de la peau* a donné des résultats intéressants dans les mains de A. Rizzolo (1927). Ayant excité dans vingt expériences, avec des chocs d'induction répétés pendant trois à vingt minutes, la peau d'une région dont une chronaxie motrice corticale était mesurée, il constate une baisse de celle-ci, qu'accentue encore une seconde et parfois même une troisième série d'excitations. Cette excitation cutanée modifie également, mais moins fortement, l'excitabilité d'autres points moteurs corticaux correspondant à d'autres pattes.

L'*échauffement d'un membre* (A. Rizzolo, 1927) est également efficace. Un échauffement d'une patte à 55°, pendant trois minutes, entraîne, chez le chien, une baisse de 30 à 40 0/0 d'une chronaxie motrice corticale correspondante; la baisse peut atteindre 58 0/0 si le même échauffement est renouvelé à deux autres reprises. Au contraire, un échauffement à 55°, durant d'emblée pendant 7 minutes, élève la chronaxie de 87 0/0 et cela de façon stable, malgré la répétition de l'échauffement.

A. et B. Chauchard et P. Denissoff ont précisé ces phénomènes en 1933. Ils ont comparé l'effet de la température de la glace pilée à celle d'une eau à 45° seulement (pour être certain de ne pas faire intervenir un élément douloureux); les mesures effectuées à travers la dure-mère intacte ont porté sur le centre cortical des extenseurs d'une patte. Ces auteurs constatent alors que la chronaxie corticale change d'une manière réellement systématique (abaissement par le froid, élévation par la chaleur). Une deuxième excitation analogue augmente la variation; une excitation inverse la neutralise. De plus, d'autres points moteurs corticaux, correspondant à d'autres pattes, sont également modifiés. Enfin, ces effets ne dépendent pas d'un phénomène vaso-moteur intermédiaire, car aucune variation de la pression artérielle générale ou céphalique ne peut être décelée.

Ultérieurement, ils ont mesuré, en même temps, les réactions de l'écorce des deux hémisphères, et cela à la fois pour les pattes antérieures et les pattes postérieures. La variation est analogue des deux côtés, mais le maximum est noté tantôt sur l'hémisphère contralatéral, tantôt sur l'hémisphère ipsilatéral.

ACTIVITÉ MUSCULAIRE. — Le retentissement de l'activité musculaire sur l'excitabilité corticale a été démontré par les expériences de H. Cardot, J. Régnier, D. Santenoise et P. Varé d'une part (1927), et par celles de K. M. Bykow, I. S. Alexandroff, S. N. Wirjikowsky et A. V. Riel (1927). C'est ainsi que les premiers de ces auteurs ont constaté une baisse de la chronaxie corticale, soit après tétanisation du bout périphérique d'un sciatique sectionné, soit après un frissonnement musculaire provoqué, soit enfin lors des trémulations musculaires engendrées par l'ésérine [les filets thyroïdiens du pneumogastrique ayant été préalablement sectionnés (1)]. Ces auteurs concluent que « certains produits de l'activité musculaire exercent une action sur l'excitabilité corticale. Il faut donc, lors des recherches sur l'excitabilité cérébrale, tenir compte de cet élément qui pourrait être une cause d'erreur ». Remarquons, personnellement, que certaines réserves mériteraient d'être faites (rôle du froid produisant le frisson, action directe de l'ésérine).

VARIATIONS CIRCULATOIRES. — Nous ne citons ce facteur, qu'à un titre presque négatif. En effet, les variations circulatoires pouvaient, *a priori*, paraître susceptibles de jouer un rôle intermédiaire entre certaines excitations à distance et certaines modifications de l'excitabilité corticale. Or, plusieurs expériences ont permis de constater qu'il existait une marge appréciable de sécurité avant que des modifications circulatoires puissent altérer l'excitabilité corticale.

C'est ainsi que A. Rizzolo (1927) ne constate aucune variation chez le chien, dix à quinze minutes après la ligature des deux artères vertébrales et des deux carotides; quinze à vingt minutes après des saignées de 25 à 200 grammes, il n'enregistre d'augmentation de chronaxie corticale que chez deux animaux sur dix.

L'année suivante, A. et B. Chauchard vont confirmer les constatations précédentes, en montrant que les exceptions sont liées à un développement insuffisant du système collatéral de suppléance. D'ailleurs, si l'on complète l'ischémie cérébrale après quadruple ligature, par une vaso-constriction adrénalinique, l'excitabilité corticale diminue au point de faire place à une inexcitabilité. L'ischémie par compression du cerveau ou par décapitation plaide dans le même sens. Aussi les auteurs peuvent-ils conclure que « cet ensem-

(1) Voir page 308.

ble de recherches montre que l'on peut entraver dans une large mesure la circulation cérébrale sans qu'il y ait modification de la chronaxie de l'écorce, une irrigation suffisante étant assurée par les collatérales et leurs anastomoses ».

ETAT FLUCTUANT DES CHRONAXIES CORTICALES A L'ÉTAT NORMAL. — Après cette énumération de différents facteurs susceptibles d'influencer, plus ou moins, l'excitabilité corticale, nous croyons intéressant de rappeler une notion, incidemment mentionnée au chapitre des agressions toxiques du système nerveux, mais à laquelle nous sommes tentés d'accorder, personnellement, une haute signification. Il s'agit de la constatation, faite en particulier par A. et B. Chauchard et retrouvée à maintes reprises, qu'à l'état normal, chez le chien non anesthésié, une chronaxie corticale n'a pas une valeur fixe, mais une valeur sans cesse oscillante ; le premier stade d'une anesthésie, ou de tout autre facteur agissant sur la subordination, consiste d'abord à stabiliser une telle chronaxie, puis secondairement celle-ci va présenter la variation systématique que comportera l'expérience.

Or, ne faut-il pas voir, dans cet état fluctuant des chronaxies corticales à l'état normal, le reflet même de l'ensemble des actions centripètes remontant jusqu'au cortex ? A chaque instant, une valeur mesurée représente, en quelque sorte, la résultante de tous les processus de subordination sur le télencéphale. Le premier stade, celui de valeur fixe, marque peut-être la déconnexion des influx centripètes ; nous n'osons pas poursuivre cependant jusqu'à affirmer que cette valeur fixe représente la chronaxie de constitution du centre cortical correspondant.

En terminant, il nous paraît intéressant d'évoquer une notion de neuro-pathologie humaine, très lointaine à première vue et cependant peut-être homologue, celle de la *Schwellenlabilität* (labilité des seuils) de V. von Weizsäcker et de ses collaborateurs. Quoique l'école de Heidelberg ait voulu donner à ce phénomène une signification à la fois pathologique et à la fois localisatrice (affirmation énergiquement contestée par beaucoup et en particulier par l'école de Breslau), un rapprochement entre un état fluctuant des chronaxies corticales de l'animal normal et une labilité des seuils du cortex humain, ne nous paraît pas dépourvu de toute signification

au point de vue de la physio-pathologie générale du système nerveux.

SUBORDINATION PAR LE TÉLÉNCÉPHALE

Une première série d'expériences avait semblé indiquer que, chez l'animal, le télencéphale n'exerce aucune subordination, tout au moins en ce qui concerne les neurones moteurs périphériques.

EXPÉRIENCES DE M. LAPICQUE CHEZ LA GRENOUILLE. — C'est ainsi que, dans l'expérience princeps de M. Lapique (1923), chez la grenouille, l'ablation des hémisphères ne modifiait pas la chronaxie du gastrocnémien, alors que l'ablation, dans un second temps, de la région des couches optiques entraînait la même élévation de chronaxie que la section du nerf sciatique. Revenant sur la même question, en 1930, M. Lapique confirme cette absence de modifications après suppression des hémisphères.

En 1933, H. Schriever en fournira diverses confirmations, chez le même animal ; nous donnerons le détail de ses expériences dans le chapitre III.

EXPÉRIENCES CHEZ LE CHIEN DE M. BONVALLET ET A. RUDÉANU. — Ces auteurs, en 1932, puis M. Bonvallet dans sa thèse (1935), ont repris le même problème chez les mammifères, en s'adressant d'abord au chien.

Ayant détruit, à la curette, chez cet animal, des régions plus ou moins étendues du cortex (gyrus sigmoïde, majeure partie du lobe pariétal et partie du lobe frontal), ils constatent, après disparition de l'anesthésie, que le rapport de 1 à 2 des antagonistes n'est pas supprimé dans la totalité des huit expériences effectuées ; cependant, dans quatre cas, le rapport était inversé par rapport aux valeurs de chronaxies primitives. Par ailleurs, l'administration d'anesthésiques, chez ces animaux plus ou moins complètement décortiqués, fait disparaître l'écart des chronaxies des antagonistes, « ce qui témoigne que l'on a bien affaire à la subordination telle qu'elle a été définie par L. Lapique ». M. Bonvallet conclut ainsi (p. 62) : « On peut déduire de cette série d'expériences que, chez le chien, comme chez la

grenouille et le triton, la possibilité d'existence d'un rapport de l'ordre de 1 à 2 entre les chronaxies des muscles antagonistes, c'est-à-dire la manifestation d'un état de subordination, ne dépend aucunement des centres moteurs corticaux, ni même de la corticalité en général. »

M. Bonvallet rapproche d'ailleurs « cette possibilité chronaxique de coordination chez un mammifère dont les régions de l'écorce dites sensitivo-motrices ont été supprimées » des opinions classiques des physiologistes sur le comportement moteur des animaux ayant subi une ablation plus ou moins complète des hémisphères cérébraux. Après Flourens, Magendie, Legallois, c'est Goltz qui démontre définitivement, en 1892, que le chien privé de cortex (et même d'une portion importante du diencephale et du mésencéphale) effectue des mouvements usuels complexes (marche, course, préhension d'aliments, etc.). Récemment (1923), M. Rothmann a même constaté une certaine aptitude au dressage. Chez le chimpanzé, Graham Brown (1927) a pu pousser l'éducation jusqu'à l'ouverture d'une serrure avec une clef. Aussi comprend-on la conclusion de O. Rossi, déjà citée par M. Bonvallet : « Aucun fait n'est plus clair, dans la physiologie du système nerveux central, que beaucoup de mouvements d'une très grande complexité peuvent se produire d'une façon coordonnée, en l'absence de l'écorce rolandique et du cortex cérébral. »

EXPÉRIENCES DE G. MARINESCO, O. SAGER ET A. KREINDLER CHEZ LE CHAT. — En réalité, la conclusion de M. Bonvallet a été contestée presque aussitôt par G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler dans deux mémoires successifs (*Pflüg. Arch.*, 1932 et *Deuts. Zeitsch. für Nervenheilkunde*, 1933). Ces auteurs ont expérimenté chez le chat. En cas de décortication unilatérale (gauche), ils ont constaté une baisse de la chronaxie des muscles extenseurs contralatéraux, entraînant l'égalisation des chronaxies des antagonistes. En cas de décortication bilatérale, ils ont trouvé une augmentation de la chronaxie de tous les points moteurs musculaires, mais inégale, et aboutissant là encore à l'égalisation des valeurs correspondant aux muscles antagonistes (valeur doublée pour les extenseurs mais triplée pour les fléchisseurs). De plus, il y aurait baisse légère des chronaxies mesurées sur le nerf (au point que cette valeur pourrait atteindre le tiers de la valeur trouvée au point moteur). Pour ces auteurs, la décortica-

tion agirait, à ce dernier point de vue, comme l'intoxication par la bulbo-capnine qui peut donner, sur le nerf, un chiffre égal au quart de celui trouvé sur le point moteur.

EXCITATION DES CENTRES CÉRÉBRAUX CHEZ LE CHIEN, PAR A. ET B. CHAUCHARD (1934). — Cette expérience, quoique d'un ordre assez différent, peut prendre place ici. A. et B. Chauchard ont recherché la possibilité de variations des chronaxies motrices corticales, sous l'influence d'une application sur le cortex, pendant deux ou trois minutes, d'un courant de bobine d'induction, le trembleur obéissant à un rythme de 25 à 30 par seconde et l'intensité étant réglée de manière à ne pas provoquer de réponse dans les membres. Ils constatent alors des modifications très nettes, et, en sens inverse, des chronaxies des antagonistes : augmentation pour les extenseurs, diminution pour les fléchisseurs ; le retour à la normale s'effectue en quinze minutes pour les premiers, en trente minutes pour les seconds.

	FLEXION (1)	EXTENSION (1)
Avant	43	22
Après excitation pendant 3 minutes	18	50
15 minutes après	30	20
25 minutes	39	22

(1) Valeurs en capacités chronaxiques (m. μ . F.).

« Les choses se passent de même que l'excitation ait porté sur l'hémisphère homolatéral ou hétérolatéral.

« Ces changements de la chronaxie des nerfs périphériques, sous l'influence d'excitations portées sur les centres, traduisent la subordination de ces nerfs aux centres nerveux avec lesquels ils sont en relation. De tels phénomènes se retrouvent toutes les fois qu'une modification, quelle que soit la nature de l'agent qui la provoque, est apportée dans le fonctionnement d'éléments nerveux en connexion avec d'autres éléments nerveux centraux ou périphériques. »

Certaines réserves pourraient être faites, d'une part, sur une diffusion peut-être lointaine du courant et, d'autre part, sur le terme même d' « excitation » (celui d' « irritation » pourrait sans doute

mieux convenir). Par contre, il faut insister sur l'intérêt de ces mesures, faites en dehors de tout traumatisme opératoire et de toute anesthésie (la craniectomie, avec sutures des parties molles sur la dure-mère, datant de l'année précédente, l'animal non anesthésié étant très légèrement maintenu, la patte pendant libre de tout lien).

M. Bonvallet a conservé par la suite son point de vue (*Thèse*, 1935, note de la page 63). Mais avec H. H. Jasper, cet auteur a envisagé un autre aspect possible de subordination corticale, lié aux phénomènes de fine coordination.

EXPÉRIENCES DE H. H. JASPER ET M. BONVALLET CHEZ LE RAT (1934). — Le rat supporte admirablement une destruction corticale, même très étendue. Une demi-heure après l'opération il peut courir et, le lendemain, si la spontanéité des mouvements est plus ou moins diminuée, l'animal présente néanmoins, quand on provoque un mouvement, un comportement moteur et tonique, difficile à distinguer de celui d'un rat normal. Ceci semble exclure *a priori* toute influence corticale sur les automatismes correspondants. Or il n'en est rien. G. M. Peterson a montré, en 1931, qu'une lésion limitée de l'aire corticale sensitivo-motrice, uni puis bilatérale, modifie alternativement la préférence que l'animal accorde à l'une de ses pattes antérieures pour la préhension de la nourriture. En 1934, il a précisé que la région corticale qui contrôle cette préférence est très limitée.

Par ailleurs, en 1932, H. H. Jasper avait mis en évidence chez la grenouille, le cobaye et le rat, le fait que les phénomènes de subordination ne se manifestent pas de façon identique sur les nerfs symétriques par rapport au plan médian de l'animal. En particulier, chez le rat, cette asymétrie se traduit par une organisation différente des chronaxies des antagonistes des extrémités ; d'autre part, cette asymétrie correspond au comportement droitier ou gaucher, comportement apprécié sur les pattes antérieures par un test dérivé de ceux de Buytendijk. Ainsi le schéma du rat droitier se caractérise par les rapports suivants des chronaxies : $\frac{\tau \text{ des extenseurs}}{\tau \text{ des fléchisseurs}}$:

$$\begin{array}{l} \text{Pattes antérieures} \left\{ \begin{array}{l} \text{droite : } \frac{2}{1} \\ \text{gauche : } \frac{1}{2} \end{array} \right. \quad \text{Pattes postérieures} \left\{ \begin{array}{l} \text{droite : } \frac{1}{2} \\ \text{gauche : } \frac{2}{1} \end{array} \right. \end{array}$$

Le rat gaucher présente l'image en miroir du schéma du rat droitier. Un tel fait est à rapprocher de la démarche par bipède diagonal de cet animal.

Or, cette asymétrie chronaxique disparaît par section de la moelle. Ne traduirait-elle pas un phénomène de subordination, également asymétrique, lié à la prédominance d'un hémisphère ?

C'est alors que H. H. Jasper et M. Bonvallet pratiquent, soit une destruction corticale partielle au thermocautère, soit une inhibition corticale temporaire par application de cocaïne à 5 0/0 ou par refroidissement (ces deux derniers procédés permettant de constater une réversibilité éventuelle d'un phénomène). Leurs résultats furent très nets :

« 1^o Chaque fois qu'un hémisphère a été inhibé par refroidissement (3 cas), ou par application de cocaïne (3 cas), nous avons observé un renversement du groupement asymétrique primitif des chronaxies; le phénomène est réversible, et, dès que le facteur paralysant est supprimé, on observe un retour des chronaxies aux valeurs initiales.

« 2^o Chaque fois que la destruction du cortex a laissé intacte la zone que Peterson indique comme conditionnant le caractère de gaucher ou de droitier (5 cas), nous n'avons observé aucun changement important des chronaxies par rapport au groupement primitif.

« 3^o Sur 6 cas où la destruction corticale comprenait l'aire de Peterson : 4 ont montré un renversement du schéma asymétrique primitif; 1 n'a montré qu'une légère tendance vers le schéma opposé; 1 n'a montré aucun changement.

« L'énoncé suivant résume les observations que nous avons pu faire : la suppression expérimentale de l'activité d'un hémisphère, et particulièrement de la région indiquée par Peterson, peut se traduire : *a*) chez un animal dont les chronaxies des 4 membres se groupaient à l'état normal suivant un schéma nettement orienté à droite ou à gauche, par un renversement de ce schéma; *b*) chez un animal dont les chronaxies à l'état normal se groupaient symétriquement par rapport au plan de symétrie (ambidextre), par un regroupement des chronaxies suivant un schéma typique de gaucher ou de droitier ».

M. Bonvallet est revenue sur ces résultats dans sa thèse, et les comparant aux résultats de Rothmann chez le chien, de Dusser de Barenne chez le chat, de Karpus et Kreidl chez le singe, de Munk

enfin, elle conclut que la subordination corticale s'exerce sur ce qui constitue le « comportement individuel ». Mais elle ajoute, elle-même, très justement : « Il semble certain que nous n'ayons abordé que l'étude d'un cas particulier parmi ceux très nombreux où l'influence corticale s'exerce sur l'état de subordination des neurones moteurs en vue de régler la production de mouvements variés. Il est à souhaiter que de nouvelles recherches, nécessairement très délicates, mettent peu à peu en évidence la multiplicité des phénomènes de subordination ».

Une série d'expériences, que nous allons encore rapporter, montre précisément un autre cas particulier très différent puisque tendant à prouver une subordination corticale sur le système végétatif.

EXPÉRIENCES DE G. MARINESCO ET A. KREINDLER SUR LE RÔLE DE L'ÉCORCE CÉRÉBRALE DANS LE DETERMINISME DE L'EXCITABILITÉ DES NERFS VÉGÉTATIFS (1935). — Au II^e Congrès International de Neurologie, à Londres, G. Marinesco et A. Kreindler ont décrit, chez le chat, l'effet de l'extirpation d'un hémisphère cérébral sur la chronaxie des nerfs dilatateurs de la pupille.

Chez le chat normal, ils ont pensé, grâce à une narcose à l'éther, pouvoir mesurer les chronaxies de subordination correspondantes et ils ont trouvé des valeurs de 0.5 à 1.5 pour les pneumogastriques et de 0.25 à 0.50 pour les nerfs irido-dilatateurs (les temps de sommation étant de 2 secondes pour les premiers et de 3 secondes pour les derniers). Après extirpation de l'hémisphère cérébral gauche, chez un chat ayant survécu trois mois, ils trouvent des valeurs de 2.20 pour le pneumogastrique droit et de 2.80 pour le gauche, de 0.75 pour les nerfs irido-dilatateurs droits et 0.90 pour les gauches.

L'extirpation d'un hémisphère cérébral entraîne donc une diminution d'excitabilité des nerfs végétatifs, diminution bilatérale mais à prédominance ipsilatérale. Ceci révélerait l'existence, à l'état normal, d'une subordination du système végétatif au télencéphale.

Le dernier ensemble de documents que nous détaillerons à la fin de ce chapitre sera d'un intérêt considérable, car il va nous permettre de pénétrer dans l'intimité même d'un processus de subordination psycho-motrice purement fonctionnelle du télencéphale.

EXPÉRIENCES DE A. ET B. CHAUCHARD ET DE W. DRABOVITCH SUR LES RÉFLEXES CONDITIONNÉS (1934-1936). — Ces auteurs ont révélé, chez le chien, des modifications chronaxiques systématiques, se produisant au niveau de la périphérie et des centres lors d'un réflexe conditionné retardé (après 3 ou 4 secondes) ; le réflexe était un réflexe moteur de défense (relèvement en flexion de la patte postérieure gauche) ; l'excitant conditionné était une sonnerie continue de 5 secondes ; l'excitant inconditionné avait été un courant électrique produisant le relèvement de la même patte.

Dans une première note (*Acad. des Sciences*, 1934), ils constatèrent tout d'abord que les chronaxies des muscles extenseurs et fléchisseurs correspondants augmentaient parallèlement, souvent de plus du double de la valeur normale, dans la période préparatoire du réflexe et immédiatement après l'achèvement de celui-ci.

Dans une seconde note (*Soc. de Biologie*, 1934), ils firent connaître qu'au contraire, pendant l'exécution du réflexe, les mêmes chronaxies baissaient de moitié, par rapport à la normale. Ils vérifièrent qu'une sonnerie inefficace, qui devient inhibitrice (inhibition consécutive de Pawlow), ne donne pas les mêmes modifications chronaxiques, mais entraîne une inversion du rapport des chronaxies des antagonistes. Ils donnèrent alors les premières conclusions suivantes :

« En résumé, dans les diverses phases du réflexe conditionné que nous avons étudié, la chronaxie présente les variations suivantes : dans la période qui s'écoule entre l'excitant conditionné et le réflexe, et dans celle qui suit le réflexe, elle s'élève aussi bien dans les fléchisseurs que dans les extenseurs ; au cours de l'exécution, elle s'abaisse dans les deux groupes d'antagonistes ; pendant l'inhibition du réflexe par sonnerie inefficace, il y a croisement des chronaxies, celle des fléchisseurs s'abaisse, tandis que celle des extenseurs s'élève.

« Ces variations de l'excitabilité, que l'on observe sous l'action d'excitations diverses, et dans le cas particulier, du travail cérébral, chez des animaux dont l'organisme est en état d'intégrité complète, doivent être rattachées au phénomène de la subordination nerveuse, laquelle est indispensable à la coordination fonctionnelle des neurones.

« Leur étude au cours du réflexe conditionné est susceptible de

conduire, par la suite, à une explication satisfaisante du mécanisme de ce réflexe. »

L'année suivante, ils vérifièrent que, sur un animal non dressé, les sonneries n'entraînent aucune modification chronaxique régulière, alors qu'une telle modification apparaît une fois le réflexe conditionné établi. Ils constatèrent, d'autre part, que les variations, enregistrées sur la patte qui réagit, s'étendent symétriquement sur la patte opposée : les pattes antérieures présentent également des modifications, mais d'un autre sens, liées sans doute au fait que l'animal va prendre point d'appui sur la patte antérieure pour libérer la patte postérieure qu'il doit soulever.

Enfin, récemment (1936), ils mesurèrent, aux différents temps du réflexe, les chronaxies corticales correspondantes et trouvèrent les mêmes variations qu'à la périphérie. L'isochronisme continue donc à jouer, pendant ce processus psycho-moteur, du cortex à la périphérie. « Non seulement, on observe des chronaxies égales, ou presque, entre la zone corticale motrice et le nerf qui transmet au muscle la commande centrale, mais cette égalité tend à devenir plus serrée pendant le mouvement actif (c'est-à-dire le réflexe conditionné).

« En résumé, au cours des diverses phases du réflexe conditionné, c'est-à-dire avant, pendant et après l'exécution de ce réflexe, la chronaxie des zones motrices de l'écorce cérébrale subit des variations de même sens que celles que nous avons précédemment signalées sur les nerfs périphériques correspondants.

« La chronaxie des neurones périphériques s'accorde avec celle des neurones centraux et l'isochronisme se maintient. Les centres subordonateurs, quels qu'ils soient, agissent pour établir l'accord chronologique entre la corticalité et la périphérie au moment où s'accomplit le réflexe. »

L'intérêt de ces recherches est extrême car il s'agit d'un processus purement fonctionnel et qui se déroule dans des conditions aussi physiologiquement normales qu'il peut être souhaité.

A ces différents résultats acquis chez l'animal, ajoutons les documents recueillis dans l'espèce humaine.

B. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME

Dans l'ensemble, la pauvreté règne ici assez grande, et le seul domaine un peu défriché est le suivant :

LES SYNDROMES PYRAMIDAUX, EN PARTICULIER DANS LES HÉMIPLÉGIES CÉRÉBRALES. — Nous tenons à employer le pluriel pour bien marquer que le terme de syndrome pyramidal peut comporter une signification variable, spécialement au point de vue topographique. Les lésions du faisceau pyramidal, dans sa partie télencéphalique, devraient logiquement nous intéresser seules ici, mais en pratique, au point de vue de l'électrodiagnostic, rien, hormis la distribution périphérique des troubles, ne nous permet de subdivision.

Au niveau des membres inférieurs, l'existence d'une subordination pyramidale est surabondamment prouvée par tout ce que nous avons longuement exposé du signe de Babinski. Rappelons que c'est en considérant la variété réellement pyramidale du signe de Babinski que nous avons appris à reconnaître, comme manifestation essentielle de l'existence ou de la suppression de la subordination pyramidale, le renversement des rapports des chronaxies des antagonistes.

$$\text{Sujet normal : } \frac{\text{extenseurs}}{\text{fléchisseurs}} = \frac{1}{2}$$

$$\text{Hémiplégique : } \frac{\text{extenseurs}}{\text{fléchisseurs}} = 2$$

Au niveau des membres supérieurs, au contraire, le même syndrome pyramidal comporte, comme l'a montré G. Bourguignon, non une inversion mais une augmentation du rapport des chronaxies des extenseurs et des fléchisseurs. Cette exagération de l'écart normal se réalise tantôt par une baisse au niveau des fléchisseurs, tantôt par une augmentation au niveau des extenseurs, tantôt par ces mêmes modifications simultanées.

Tout cet ensemble constitue le *syndrome pyramidal pur* de G. Bourguignon. Ajoutons que le même auteur a pu mesurer directement la chronaxie pyramidale chez quelques hémiplégiques par

la voie orbito-occipitale ou par la voie d'un orifice de trépanation. Il a constaté alors des augmentations atteignant cinq à vingt fois la valeur normale ; la pathologie substitue ici l'hétérochronisme à l'isochronisme et nous retrouvons là la loi générale de l'hétérochronisme entravant la fonction.

Remarquons, comme nous l'avons déjà annoncé, qu'il ne faut pas localiser dans le télencéphale seul tous les syndromes pyramidaux. Il n'en demeure pas moins que les observations sont maintenant nombreuses de lésions réellement corticales comportant le syndrome pyramidal cliniquement et chronaxiquement le plus pur. Il en est ainsi des monoplégies corticales, en particulier des monoplégies crurales par lésion du lobule paracentral. Ceci veut dire que le cortex moteur, peut-être même la grande pyramidale de Betz, suffit à jouer un tel rôle subordonateur. Mais ceci ne veut pas dire que l'appareil subordonateur se résume toujours à cette aire corticale ou à cette couche cellulaire. Nous reviendrons sur ceci à la fin de ce chapitre, en évoquant les différences entre l'homme et l'animal.

Quoi qu'il en soit, un tel syndrome chronaxique de subordination pyramidale a été retrouvé par de nombreux auteurs, mais non toujours avec une netteté aussi absolue.

Il en est ainsi de G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler (1930) ; mais ces auteurs, chez les hémiplegiques, ont surtout étudié un détail de subordination que nous réservons pour la quatrième partie de cet ouvrage.

Une confirmation très nette a été donnée par H. Altenburger au XXI^e Congrès des Neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932), quoique cet auteur ait montré qu'une telle subordination connaissait des variations et que l'égalisation des chronaxies des antagonistes, comme l'absence de leurs variations, pouvaient se rencontrer dans les lésions pyramidales (1).

Même confirmation contemporaine par D. A. Markow, quoique cet auteur ait tenté de distinguer plusieurs stades et plusieurs formes :

(1) « Bei Pyramidenbahnläsionen konnten wir die von Bourguignon angegebene Vergrößerung des Antagonistenverhältnisses an den oberen Extremitäten, seine Umkehr an den unteren ebenfalls beobachten. Es gilt dies jedoch nicht für alle Fälle. Angleichung der Antagonistenwerte und schliesslich Fehlen aller chronaximetrischen Veränderungen bei ausgeprägtem klinischem Bild sind ebenfalls zu beobachten. »

dans les hémiplésies et les monoplésies flasques, allongement de la chronaxie des antagonistes ; dans les hémiplésies spasmodiques, raccourcissement de la chronaxie des muscles rigides, avec valeurs plutôt élevées pour les antagonistes correspondants ; dans les formes hyperspasmodiques (paraplésies surtout) égalisation des chronaxies des antagonistes et des agonistes.

L'ÉPILEPSIE. — Quoique le terme d'épilepsie englobe des faits très disparates et implique des localisations très diverses, c'est encore à propos du télencéphale qu'il convient le mieux de mentionner les quelques documents chronaxiques concernant cette affection ; ils sont d'un intérêt minime d'ailleurs.

D. A. Markow (1932) a distingué les cas suivants :

Dans l'épilepsie Bravais-Jacksonienne avec troubles paralytiques ou hypertoniques, la chronaxie motrice se comporte, dans l'intervalle des accès, comme lors des syndromes pyramidaux. Dans les formes d'épilepsie partielle mais sans troubles associés, les valeurs des chronaxies restent normales. Dans les deux cas par contre, après l'accès (pendant une heure), se manifesterait une certaine augmentation des chronaxies, spécialement dans les muscles correspondant au territoire de la lésion corticale. Cette dernière constatation aurait peut-être un certain intérêt diagnostique, car elle fit défaut dans deux attaques hystériques simulant des accès jacksoniens.

H. Altenburger et H. G. Wolff (1932) ont examiné trente et un épileptiques de types divers, dont certains firent l'objet de mesures quotidiennes pendant quatorze à vingt-cinq jours. Dans l'ensemble, les variations de rhéobase et de chronaxie furent discrètes et n'excédèrent jamais les fluctuations normales ; en particulier, aucune modification ne put être mise en relation avec l'apparition des accès. H. Altenburger et H. G. Wolff ne trouvèrent même pas de modifications après l'accès, quoiqu'ils aient pu, dans un cas, encadrer un accès survenu à 10 h. 05, d'une longue série de mesures poursuivies de 9 h. 25 à 12 h. 15. Ils en déduisirent que l'opposition est plus importante qu'on ne l'admet habituellement entre les accès d'épilepsie et les accès de tétanie infantile, de tétanie parathyroïdienne ou de tétanie après hyperventilation, ces derniers accès donnant lieu, comme nous le verrons plus tard, à des modifications chronaxiques

spéciales. Par ailleurs, l'examen électrique des épileptiques ne saurait conduire pour ces auteurs à des conclusions diagnostiques de quelque valeur.

DOCUMENTS PSYCHIATRIQUES. — *A priori* les multiples affections mentales, qui intéressent de façon prédominante le télencéphale, devraient fournir des constatations nombreuses. En réalité, les maladies ainsi explorées sont actuellement en nombre infime, et les résultats acquis d'un intérêt plutôt secondaire.

Nous ne ferons que rappeler l'étude précédemment résumée de H. Claude, G. Bourguignon et H. Baruk, sur *la démence précoce*, aboutissant à l'individualisation des formes catatoniques par la chronaxie. G. Bourguignon et G. d'Heucqueville (1931) ont constaté, dans la même affection, des modifications chronaxiques en relation avec des troubles profonds de l'expression mimique. Citons encore l'étude de G. Bourguignon et de P. Schiff (1924) chez les *asthéniques*.

Mentionnons enfin l'*hystérie*, dans laquelle G. Marinesco a signalé, dans un cas, des perturbations de la chronaxie musculaire et à laquelle G. Bourguignon vient de consacrer une longue étude (1935), portant sur treize observations; en dehors des crises, les chronaxies musculaires sont modifiées dans leurs valeurs absolues mais globalement, sans altérations des rapports normaux; dans les cas avec contractures, les chronaxies varient comme dans les lésions pyramidales, mais en présentant une possibilité de réversibilité parfaite.

Nous réserverons pour plus tard les constatations de H. Ruffin (1932), chez les *asthéniques*, les *alcooliques* et les *schizophrènes* car elles concernent seulement les chronaxies optiques et sensitives. Rappelons enfin que, pour G. Bourguignon, la chronaxie vestibulaire classe les sujets normaux en sujets calmes et sensitifs; nous verrons plus tard les chiffres pathologiques.

Dans l'ensemble, les quelques faits positifs actuels concernent des formes d'affection mentale comportant un trouble moteur. Peut-être l'avenir permettra-t-il d'obtenir des résultats moins décevants où s'inscriraient, en particulier, des retentissements chronaxiques directs des processus morbides mentaux.

Mentionnons encore, en terminant, un essai négatif de G. Kreezer et de K. P. Bradway (1935) pour établir une relation entre l'état des chronaxies motrices et l'âge mental des enfants déterminé par les tests de Binet-Simon : seuls les chiffres recueillis sur le triceps et vers la troisième année (mentale) auraient présenté une signification relative.

INFLUENCE DU TRAVAIL INTELLECTUEL. — Quelques résultats ont peut-être été acquis, dans cette direction, par L. G. Schermann (1935).

Il a comparé vingt-quatre séries de mesures faites chez des malades et, respectivement, douze et vingt-trois séries de mesures faites chez deux étudiantes normales. Les examens étaient effectués, d'une part après le sommeil, d'autre part après un travail intellectuel réellement actif : lecture de cours, série d'additions et de multiplications pendant trente à quatre-vingt-dix minutes, avec contrôle des fautes toutes les cinq minutes (le nombre de celles-ci va sans cesse croissant). Les valeurs des chronaxies des extenseurs et des fléchisseurs des doigts présentaient une baisse parallèle à l'importance du travail intellectuel effectué. Personnellement, la signification de cette baisse nous paraît discutable, car les valeurs extrêmes données par cet auteur n'excèdent pas ce que nous considérons comme limites normales.

Par ailleurs, L. G. Schermann en rapproche une baisse de 60 0 observée sur les mêmes muscles, en fin de journée, chez les ouvrières fabriquant des lampes électriques ; il y voit essentiellement un phénomène cérébral où le facteur attention serait fondamental. Ne s'agit-il pas plus simplement de fatigue (au sens large) ?

Cependant, il faut retenir que J. M. Uffland et I. M. Wuhl ont constaté, de leur côté, après travail intellectuel (traduction étrangère à livre ouvert), une baisse analogue de chronaxie au niveau du fléchisseur commun profond des doigts, alors que la chronaxie de l'extenseur ne présentait que des altérations faibles et de sens variable ; ce fait s'accorderait bien avec une modification de la subordination normale. D'autre part, ces auteurs ont constaté que les mesures faites sur le nerf (médian) restaient normales et, de plus, que la chronaxie sensitive (non spécifiée) de l'avant-bras montrait une tendance à l'augmentation, surtout nette chez l'adolescent et après un travail intellectuel bref.

INFLUENCE DE LA SUGGESTION. — Ici vont se manifester des variations indiscutables, décelées par H. Altenburger et F. W. Kroll et mentionnées dans deux mémoires successifs (1929 et 1930).

Ces auteurs ont pris comme test la chronaxie cutanée des points de perception de la douleur (*Schmerzpunkte*) et ont recherché ses variations éventuelles chez des sujets sains, à l'état normal, puis après absorption de potions physiologiquement indifférentes, mais présentées comme exagérant ou atténuant la perception douloureuse. Les expériences ont porté sur seize sujets des deux sexes et les résultats furent d'une constance remarquable.

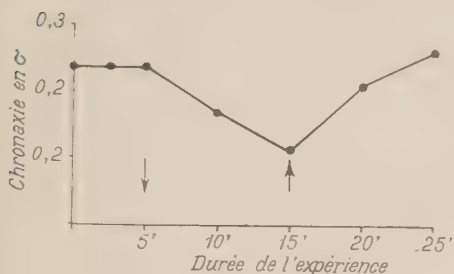


Fig. 8. — Zone explorée : dos de la main. La flèche $\downarrow$ indique le moment où l'hyperalgésie est suggérée, la flèche $\uparrow$ celui où l'hypoalgésie est suggérée (d'après H. ALTENBURGER et F. W. KROLL).

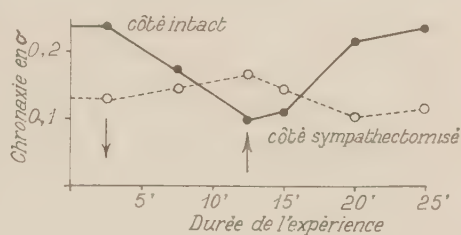


Fig. 9. — Zone explorée : le pavillon de l'oreille. Même signification des flèches que dans la figure précédente (d'après H. ALTENBURGER et F. W. KROLL).

Dès que l'hyperalgésie fut suggérée, la chronaxie des points douloureux baissa de plus de moitié. Dès que l'hypoalgésie fut affirmée, la chronaxie remonta au-dessus de la valeur normale. Le graphique ci-joint, emprunté à H. Altenburger et F. W. Kroll, résume une de leurs expériences (fig. 8).

La suite des recherches de ces auteurs les conduira à envisager que ce phénomène cérébral qu'est la suggestion, n'agit pas directement sur les origines sensibles; autrement dit, la subordination au télencéphale des organes et des voies sensibles s'effectue avec certains intermédiaires. Le plus probable de ces derniers appartient au système végétatif. En effet, après extirpation du système sympathique cervical, le territoire cutané intéressé présente une réaction exactement inverse de celle décrite, et d'ailleurs parallèlement

retrouvée dans les territoires cutanés indemnes. La figure 9 résume ce contraste.

Ils arrivent ainsi à cette notion que l'action de la suggestion, phénomène cérébral, est comparable à celle des substances pharmacodynamiques, sympatho ou parasymphatho-minétiques, action que nous préciserons dans la partie consacrée au système végétatif.

Une confirmation a été obtenue pour la sensibilité tactile (*Druckpunkte*), après cordotomie antéro-latérale.

Nous ne pouvons nous étendre ici sur les résultats annexes de ces auteurs, mais insistons simplement sur le fait que la même influence de la suggestion a pu être prouvée pour la vision ; voici les chiffres d'une expérience, où la suggestion fut réalisée par l'instillation oculaire de II gouttes d'eau :

	Chronaxie
Valeur initiale	35 ⁷⁵
5 minutes après suggestion d'une vision meilleure . . .	24 ⁷⁵
10 minutes après suggestion d'une vision meilleure . . .	19 ⁷⁵
5 minutes après la fin de la suggestion	29 ⁷⁵
5 minutes après suggestion d'une vision inférieure . . .	33 ⁷
10 minutes après suggestion d'une vision inférieure . . .	46 ⁷⁵
15 minutes après suggestion d'une vision inférieure . . .	50 ⁷⁸
5 minutes après la fin de la suggestion	35 ⁷

*
* *

A la fin de cette énumération, on saisit combien incomplète est notre connaissance des modalités de la subordination au niveau du télencéphale.

Les documents recueillis concernent, en majeure partie, le domaine de la motricité. Maints autres domaines exigent d'être explorés à l'état normal comme dans d'innombrables affections. Les différentes catégories d'aphasiques, par exemple, fourniront peut-être d'intéressantes constatations. Personnellement, nous guetons avec soin un cas particulier malheureusement très rare, celui des apraxies pures et spécialement celui de l'apraxie dite idéo-motrice à localisation unilatérale toujours gauche, secondaire, en pratique, au ramollissement d'une artère cérébrale antérieure droite ou gauche. L'apraxie pure nous paraît *a priori* devoir être précieuse, étant donné que le phénomène ne comporte aucun trou-

ble élémentaire, paralytique, tonique, sensitif, etc..., et que, par ailleurs, il s'agit d'un phénomène ordinairement transitoire, permettant de suivre le retour à l'état normal ; la forme unilatérale, de plus, donnerait toute leur valeur à des constatations éventuelles, par suite de la comparaison facile avec le côté sain. Malheureusement, même dans une clinique neurologique aussi riche que celle de la Salpêtrière, des cas de ce genre ne se rencontrent habituellement qu'à des intervalles de plusieurs années.

En dernier lieu, remarquons combien divergent encore les renseignements recueillis chez l'animal et chez l'homme. Il y a là une difficulté, déjà soulignée par M. Bonvallet, c' « est la presque impossibilité dans laquelle on se trouve, dès qu'il s'agit du cortex ou des centres supérieurs, de généraliser les résultats obtenus sur un groupe d'individus à un autre.

« Alors que chez les reptiles et les batraciens, par exemple, les troubles apportés par l'ablation des hémisphères sont à peu près nuls, il en va très différemment chez les oiseaux et chez les mammifères et, parmi ces derniers mêmes, il est certain que le rôle joué par l'écorce devient de plus en plus important quand on passe des mammifères inférieurs aux mammifères supérieurs et à l'homme. On est déjà frappé par la différence en volume et en surface que l'on constate entre l'écorce des rongeurs, très petite par rapport au diencéphale, et la puissante couche corticale du cerveau antérieur de l'homme ou du singe anthropoïde... »

Au total, le premier territoire exploré, celui du télencéphale, se dessine déjà, sur la carte projetée de la subordination, comme un continent presque entièrement blanc ; à peine quelques rivages portent-ils le relief des premières explorations.

CHAPITRE II

DIENCÉPHALE, NOYAUX GRIS CENTRAUX ET SUBORDINATION

Précisons tout d'abord les limites que nous assignons au domaine envisagé dans ce chapitre. En effet, le diencéphale proprement dit comprend indiscutablement le III^e ventricule avec les centres multiples disséminés dans ses parois, puis les couches optiques avec les centres, peut-être plus importants encore, de la région hypothalamique. Il englobe également la partie interne du corps strié, c'est-à-dire le *globus pallidus* (*paleo-striatum*) et peut-être, pour Hiss, la partie externe, c'est-à-dire le noyau caudé et le putamen (*neo-striatum*); personnellement, nous envisagerons en bloc noyau caudé et noyau lenticulaire. Par ailleurs, le noyau rouge est situé, partie dans le diencéphale, partie dans le mésencéphale, la limite de ses deux portions étant marquée par la commissure de Meynert. Là encore, nous rattacherons à ce domaine la totalité du noyau rouge; physiologiquement, d'ailleurs, s'il fallait découper ce dernier, il conviendrait de s'adresser, non à l'anatomie macroscopique, mais à l'histologie, l'ensemble des formations magno-cellulaires, par exemple, devant être considéré, depuis les travaux classiques de G. G. J. Rademaker, comme jouant un rôle fondamental dans le tonus. Enfin, on connaît les relations fonctionnelles certaines de tous ces noyaux gris avec d'autres formations adjacentes, telles le corps de Luys et le *locus niger*.

Au total pour nous, et dans un but pratique, nous étudierons avec le diencéphale, toute cette portion du mésencéphale qui prolonge directement la région hypothalamique.

S'il fallait d'autres justifications à cette solution de commodité, nous pourrions ajouter encore que tous les documents de la neuropathologie humaine imposent la même unité, en particulier par la communauté de la vascularisation et par la prédilection des agressions réalisées par de nombreux virus neurotropes.

Ajoutons enfin, qu'au point de vue de la physio-pathologie comparée, les différences sont certainement importantes d'une espèce à l'autre, mais, en réalité, c'est entre ces différentes formations, plutôt qu'avec des formations plus lointaines, que se réalise en quelque sorte le balancement de l'ensemble.

Une dernière conclusion sera que le reste du mésencéphale ne s'offrira plus à nous comme méritant une étude spéciale. En effet, une partie importante du mésencéphale est constituée par les grandes voies de passage encéphalo-cérébello-médullaires ; leur étude se confondra avec celle des systèmes correspondants. D'autre part, les noyaux d'origine des nerfs craniens occupent, de toute évidence, une place hors cadre, homologue de celle des cornes antérieures de la moelle. Il existe enfin d'importants centres réflexes, comme ceux des tubercules quadrijumeaux ; ils ont la valeur de relais placés dans les systèmes optiques, cochléo-vestibulaires, etc., dont il ne convient pas de les séparer.

En définitive, nous nous en tiendrons provisoirement, moins à des définitions embryologiques ou topographiques qu'à des directives fonctionnelles. Ceci s'accordera mieux également avec nos ignorances actuelles. Plus tard, on aura sans doute le droit et la possibilité d'exiger de plus grandes précisions.

Envisageons successivement l'animal et l'homme.

A. — RECHERCHES CHEZ L'ANIMAL

EXPÉRIENCES CHEZ LA GRENOUILLE

M. Lapicque, dès son expérience princeps (1923), avait constaté que l'ablation des lobes optiques, chez la grenouille, faisait disparaître la subordination constatée au niveau du sciatique, alors que l'ablation des hémisphères se montrait sans effet.

En 1930, opérant à nouveau par ablations successives, elle précisa que la région située sous le thalamus était celle dont la suppression faisait disparaître cet état de subordination périphérique.

Le problème allait être serré de plus près encore par la suite, en particulier grâce aux considérations portant sur la subordination exercée, d'une part, sur le nerf périphérique, d'autre part, sur la moelle.

D. Acevedo (1930) a constaté, comme nous l'avons vu, que, chez la grenouille thalamique, le réflexe médullaire croisé fonctionne avec peu ou pas de sommation, contrairement à ce qui se passe chez la grenouille spinale. Par contre, en supprimant l'action du thalamus par de petites doses de bromure de sodium, on voit apparaître la nécessité d'une certaine sommation; autrement dit, la grenouille thalamique est devenue une grenouille spinale. Par conséquent, le thalamus exerce sur la moelle une subordination correspondant à un abaissement de la chronaxie des neurones médullaires.

A. Obre (1929) a examiné les variations de la chronaxie des lobes optiques et de la chronaxie du sciatique sous l'influence du butyl-ethyl-malonyleurée injectée dans les sacs lymphatiques. La première double lors du sommeil, puis revient à la normale quand les réflexes et les contractions s'affaiblissent; finalement elle augmente jusqu'à l'inexcitabilité. Pendant ce temps, la chronaxie du sciatique reste normale lors de la première phase, puis baisse de moitié pendant les deuxième et troisième phases; — l'inexcitabilité indirecte suit l'inexcitabilité par les centres et précède l'inexcitabilité directe. —

Signalons incidemment que ces expériences de A. Obre, jointes à celles de L. et M. Lapicque sur la strychnine, ont permis à A. et B. Chauchard (1934), par applications successives de strychnine et de barbiturates sur les lobes jumelés, de démontrer chronaxiquement le précieux antagonisme de ces deux catégories de substances, révélé par les recherches physiologiques de Haggard et Greenberg et par les applications thérapeutiques de l'Ido (de Louvain).

G. Kreezer (1932) a étudié les changements d'excitabilité réflexe sous l'influence de diverses substances appliquées sur le thalamus, les hémisphères ayant été enlevés au moins une heure auparavant. Il constate des variations très nettes. Ainsi le chlorure de sodium entraîne, en dix à vingt secondes, un spasme musculaire violent et généralisé; puis la courbe des intervalles s'aplatit. De même l'alcool

à 50 0 0 entraîne, en dix minutes, un aplatissement complet. Au contraire la cocaïne diluée relève nettement la courbe.

TRAVAUX DE H. SCHRIEVER

H. Schriever a apporté, de 1933 à 1935, une série de contributions importantes, qui vont aboutir à un groupe de travaux complémentaires fondamentaux de L. et M. Lapicque (1936) ; l'ensemble va permettre une synthèse très précise en ce qui concerne le rôle du mésencéphale chez la grenouille.

H. Schriever a étudié, tout d'abord, les variations des réflexes médullaires, *sous l'influence de modifications de température*, réalisées isolément au niveau des différentes régions de l'axe cérébro-spinal.

Pour le réflexe médullaire croisé, le refroidissement à 6° du renflement médullaire lombaire entraîne, chez la grenouille spinale, un aplatissement de la courbe des intervalles, alors que le réchauffement entraîne un relèvement (1) ; il en est de même chez la grenouille thalamique (mais la courbe de départ est plus plate). Ces variations sont conformes aux notions classiques en matière de sommation.

Au contraire, le refroidissement et le réchauffement du cerveau entraînent des variations inverses. Ceci implique nécessairement une action de centres propres contrôlant, à l'état normal, le fonctionnement médullaire.

Enfin les mêmes influences, au niveau du renflement médullaire cervical, n'exercent aucune action : ce renflement n'a que la valeur d'une simple zone de transmission.

Pour les réflexes médullaires ipsilatéral et dorso-cutané, les phénomènes sont comparables et impliquent le même contrôle de l'activité médullaire par des centres encéphaliques spéciaux.

Dans un second travail, H. Schriever a étudié les variations des mêmes réflexes après *ablation de différents régions de l'encéphale*. Les ablations successives de l'écorce des hémisphères, puis de la totalité des hémisphères, puis du diencéphale, enfin du plafond du mésencéphale (tubercules bijumaux) n'entraînent que peu de variations.

(1) Mieux vaut refroidir d'abord et réchauffer ensuite, car à l'ordre inverse ne correspond pas une réversibilité aussi rapide des phénomènes.

L'ablation du reste du mésencéphale entraîne au contraire une variation des plus nettes pour les trois réflexes médullaires étudiés ; parallèlement se modifient l'irradiation de ces réflexes, qui devient beaucoup plus difficile, ainsi que la durée du temps réfractaire, qui augmente de trois à cinq fois. Enfin l'ablation secondaire du rhombencéphale et du bulbe d'abord, puis de la moelle cervicale et de la partie haute de la moelle dorsale ensuite, n'ajoutent pratiquement pas de modifications nouvelles aux précédentes. Soulignons que, parallèlement, varie le tonus. Il augmente progressivement jusqu'à l'ablation totale du mésencéphale ; après celle-ci, apparaît une forte hypotonie. Les mêmes centres agissent donc sur le tonus et sur la subordination médullaire. H. Schriever envisage alors que ces deux phénomènes sont certainement liés à un troisième, qui n'est autre que la subordination périphérique découverte par M. Lapicque.

Dans un travail annexe, H. Schriever constate que cette action du mésencéphale est d'ordre *réflexe* et il précise certaines voies. Chez la grenouille mésencéphalique, la section des cordons postérieurs de la moelle entraîne un redressement marqué de la courbe des intervalles, pour le réflexe médullaire croisé ; le fonctionnement réflexe s'est rapproché de celui d'une grenouille spinale. L'hémisection médullaire ne donne que des résultats peu nets et la section bilatérale de la chaîne sympathique que des résultats nuls. C'est donc bien par *voie réflexe* que le plancher du mésencéphale agit sur les trois phénomènes : tonus, subordination médullaire et subordination périphérique.

En 1934, H. Schriever donne une contre-épreuve en étudiant, chez la grenouille mésencéphalique, les variations des réflexes médullaires après *excitation électrique du mésencéphale*, une électrode étant placée de chaque côté de ce dernier (avec décharge rythmée d'un condensateur, ou d'un double condensateur, ou par courant continu). La courbe des intervalles ne se modifie que peu pour une excitation faible, mais s'aplatit pour une excitation forte ; avec une excitation très forte apparaissent des convulsions intenses et très prolongées (1).

En 1935, se placent les expériences du même auteur en collaboration avec G. Perschmann concernant l'*action de la picrotoxine* sur les réflexes médullaires. Nous les avons déjà résumées au chapitre

(1) Ce dernier résultat ne plaide nullement en faveur de l'existence d'un centre convulsif mésencéphalique et traduit plutôt l'excitation de voies de passage.

des agressions toxiques du système nerveux. Rappelons simplement qu'elles démontrent que la picrotoxine modifie les réflexes médullaires, que cette action se produit par l'intermédiaire du mésencéphale dont les centres sont excités par la picrotoxine. Confirmation en est donnée par l'action du chloral, de la paralaldéhyde, etc., qui inhibent l'action de la picrotoxine, en paralysant au préalable les mêmes centres mésencéphaliques.

Le rôle fondamental du plancher du mésencéphale, comme régulateur de la subordination médullaire ainsi que du tonus, apparaît ainsi définitivement démontré.

En même temps s'affirmait péremptoirement une conséquence doctrinale, que nous tenons à dégager comme capitale. En effet, le fait que le réflexe médullaire est très itératif chez la grenouille spinale, alors qu'il l'est très peu chez la grenouille normale ou la grenouille sans hémisphère cérébral, avait fait admettre que le réflexe était court dans le premier cas (médullaire), et long (encéphalo-médullaire) dans le second.

Déjà le travail cité de D. Acevedo (1930) avait fait envisager que le réflexe ne passait pas par la base de l'encéphale, mais que celle-ci agissait en modifiant l'excitabilité médullaire.

Le fait doit être tenu maintenant pour indiscutable. *Dans ces conditions, le trajet du réflexe reste toujours le même ; ce qui change, c'est, en quelque sorte, la perméabilité plus ou moins grande des voies. Et tout se passe comme si cette perméabilité était réglée par voie réflexe, grâce à des centres situés dans le plancher du mésencéphale, au-dessous des lobes bijumeaux.*

SYNTHÈSE DE L. ET M. LAPICQUE

L. et M. Lapicque allaient encore parfaire l'ensemble de l'édifice (1936).

Partant de cette notion que la même région mésencéphalique règle, chez la grenouille, la subordination périphérique (M. Lapicque, 1923), ainsi que le pouvoir réflexe de la moelle (H. Schriever, 1933), L. et M. Lapicque étudient alors conjointement ces deux actions. Ils vont démontrer leur connexion fonctionnelle.

C'est ainsi que, reprenant la technique des variations localisées de température de H. Schriever, ils constatent, sur le sciatique, que la subordination périphérique disparaît dans les mêmes conditions où H. Schriever a vu disparaître le contrôle de la réflectivité médullaire.

De même, l'épreuve déjà citée de Lewisson (striction de la mâchoire par un lien élastique), qui s'était montrée capable, entre les mains de R. Saboul et V. Bonnet, de faire disparaître par inhibition réflexe le contrôle médullaire, s'avère également capable, entre les mains de L. et M. Lapicque, d'abolir la subordination périphérique.

Enfin ces derniers auteurs reprennent une troisième manière d'agir sur la fonction mésencéphalique concernant la moelle, l'influence de la picrotoxine de H. Schriever et G. Perschmann. Or ici, va apparaître, selon les animaux, une nuance capitale :

Si la subordination périphérique était très marquée chez la grenouille en expérience, les doses de picrotoxine actives sur le réflexe médullaire ne modifient que peu ou pas la subordination périphérique.

Si la subordination était absente ou faible, les mêmes doses de picrotoxine modifient (quinze fois sur dix-sept) la chronaxie d'un des muscles antagonistes. Autrement dit, la picrotoxine excite le centre mésencéphalique, celui-ci reprend sa fonction normale de subordination et différencie les antagonistes ; « on s'explique alors qu'elle ne produise que des effets douteux lorsque cette fonction était préalablement présente. »

Confirmation est fournie par l'application de bromure de sodium sur le mésencéphale, qui fait disparaître la subordination périphérique quand celle-ci était présente. Si bien, qu'en appliquant le bromure de sodium aux animaux présentant spontanément la subordination périphérique et, au contraire, la picrotoxine aux autres, on voit que subordination médullaire et subordination périphérique par le mésencéphale sont en concomitance. La liaison n'est pas absolue, mais la dissociation n'est pas livrée au hasard : « l'activité du mésencéphale croissant ou décroissant, l'action périphérique apparaît la dernière et disparaît la première. »

Au total, « le résultat statistique suffit pour autoriser à comprendre l'action du mésencéphale sur la moelle dans une seule et même catégorie avec ce que nous avons jusqu'ici appelé subordination ; mais la subordination périphérique étant moins stricte que la subordination médullaire on s'explique que, sous l'influence de circonstan-

ces spontanées, la première puisse faire défaut tandis que subsiste une coordination normale. »

Cette note se terminait sur la question suivante : « La subordination est-elle de même nature pour les neurones intramédullaires et pour les neurones moteurs périphériques ? »

L. et M. Lapieque ont apporté leur réponse, quinze jours plus tard (27 juin 1936), dans une note intitulée « *Interprétation chronarique du changement d'excitabilité médullaire commandé par le mésencéphale.* »

Le phénomène peut être interprété en partant des lois expérimentalement établies pour l'addition latente. Voici l'essentiel de cette note, qui ne saurait être résumée :

« Nous appelons « addition latente » le phénomène décrit sous ce nom par Richet en 1878. Sur un muscle lent, un stimulus électrique sous-liminaire devient efficace s'il est répété assez rapidement. La proportion dans laquelle le seuil peut être abaissé par la répétition (amplitude de sommation) dépend : 1° de la brièveté du stimulus par rapport à la chronaxie du muscle ; 2° de la fréquence et de la durée de la réitération. Le second point a été précisé expérimentalement par les Chauchard et formulé mathématiquement par l'un de nous.

« En se plaçant dans le cas où la durée de la sommation atteint la limite de son efficacité (temps de sommation), la loi qui va nous servir (loi des intervalles) s'exprime par une formule exponentielle assez simple :

$$\left(v = V - e^{-\frac{\varepsilon}{z}} \right) \quad (1)$$

(v , voltage liminaire ; V , seuil pour le stimulus isolé ; e , base des logarithmes naturels ; ε , intervalle de deux stimuli consécutifs ; z , une constante proportionnelle à la chronaxie du muscle).

« Les chiffres expérimentaux suivent remarquablement cette loi, sauf pour les intervalles très petits, où v reste constant ; on est alors aux environs de la rhéobase.

« Sur un muscle donné, quand la durée du stimulus varie, V est d'autant plus grand que le stimulus est plus bref ; c'est la loi d'exci-

« Cette allure particulière peut être rattachée à celle de la grenouille mésencéphalique et de l'addition latente, en considérant que le centre réflexe est atteint, non par le stimulus expérimental, mais par l'influx du nerf sur lequel tombe ce stimulus. Il serait donc nécessaire d'introduire ici la fonction suivant laquelle l'influx grandit avec l'accroissement du stimulus. Cette fonction est inconnue, et même difficile à concevoir théoriquement, à moins qu'on n'admette, suivant une opinion assez répandue, qu'il s'agit de l'entrée en jeu de fibres plus ou moins nombreuses, auquel cas nous aurions affaire à l'intégrale de probabilité Θ : en tout cas, il est sûr que l'influx ne peut pas s'accroître indéfiniment ; supposons, à titre d'essai, que la loi d'accroissement soit exponentielle, forme souvent valable au moins en première approximation, pour les fonctions tendant vers une limite supérieure. En tenant compte du seuil s que le stimulus doit d'abord atteindre, la grandeur u de l'influx serait liée à la grandeur v du stimulus par la relation :

$$u = U \left[1 - e^{-a(v-s)} \right] \quad (\text{III})$$

« Si la loi de sommation des influx sur le centre est la même que celle de l'addition latente (hypothèse la plus simple), il faut que u satisfasse aux conditions indiquées plus haut pour v . Mais cette fois le v expérimental, que nous appellerons v' , sera celui qui produit le u nécessaire. Le calcul à partir des équations I et III n'est pas difficile : graphiquement, il est encore plus facile de voir ce que devient la loi de sommation quand on y introduit la grandeur de l'influx suivant cette forme ou tout autre analogue.

« La figure ci-contre (fig. 10) donne une courbe $u = f(v')$ exponentielle tracée avec des valeurs arbitraires des constantes. Pour un point quelconque a des courbes V_1 ou V_2 , on cherche le point $u(a)$ qui a la même valeur d'ordonnée, et on lit sur l'abscisse la valeur v' correspondante ; cette valeur v' portée en ordonnée sur l'abscisse du point a donnera le point correspondant $f(a)$ pour la courbe à construire, courbe qui sera repérée dans son ensemble par une série de points déterminés de la même manière.

« C'est ainsi qu'ont été tracées les courbes F_1 correspondant à V_1 et F_2 correspondant à V_2 . On voit que F_1 reproduit fort bien l'allure point banale de l'excitabilité réflexe chez la grenouille spinale. F_2 a

gardé l'allure proche de la loi d'addition latente présentée par la grenouille mésencéphalique. On se rend compte facilement que la différence tient à ce que V_1 est plus grand que U ; mais le relèvement de la courbe V_1 au-dessus de V_2 et au-dessus de U résulte de ce que nous avons pris un stimulus plus bref; c'est le rapport $\frac{\tau}{t}$ (équation II) qui conditionne le caractère de la courbe de sommation. Or, pour le réflexe, la durée de l'influx centripète paraît fixe et l'élévation ou l'abaissement du rapport, postulé par l'allure de la courbe de sommation, doit être rapporté à une augmentation ou à une diminution de τ , c'est-à-dire de la chronaxie médullaire.

« Ainsi apparaît que l'action du mésencéphale, pour faire passer la loi réflexe d'une forme voisine de F_1 à une forme voisine de F_2 , consiste à diminuer la chronaxie de l'élément médullaire intéressé.

« La conclusion de ce raisonnement théorique devient très vraisemblable si l'on remarque, comme nous l'avons fait dans notre note précédente, que le centre mésencéphalique en question possède effectivement le pouvoir de diminuer la chronaxie de certains neurones périphériques directement accessibles à la mesure.

« Un autre aspect des lois de sommation nous a paru capable de fournir une contre-épreuve.

« Le temps de sommation est lié à la constante z de la formule I, c'est-à-dire à la chronaxie de l'objet excité. Il doit s'accroître ou diminuer avec ladite chronaxie, et, comme il est expérimentalement mesurable, il permet d'en suivre les variations.

« Nous avons donc mesuré les temps de sommation dans le réflexe croisé, sur la grenouille simplement décérébrée, puis après écrasement du bulbe. Dans cette dernière condition, nous avons retrouvé la valeur connue pour la grenouille spinale, soit environ 1 seconde, au minimum $3/4$ de seconde. Mais, sur l'animal mésencéphalique, ce temps est plus court, $1/3$, $1/4$ de seconde et même moins.

« L'inhibition par striction des mâchoires, qui supprime la subordination et redresse la courbe de sommation réflexe, le tout d'une façon réversible, permet d'obtenir alternativement des temps de sommation, longs quand elle est appliquée, courts quand on la supprime.

« Le crapaud nous a donné des différences relatives de même ordre avec des temps absolus plus longs, par exemple 2 secondes

sous l'action du mésencéphale, 5 secondes quand cette action est supprimée d'une façon ou d'une autre.

« Tout concourt donc à faire admettre que l'action exercée par le mésencéphale sur la moelle consiste en une diminution de chronaxie. »

Ajoutons que, postérieurement (*Soc. de Biol.*, 24 octobre 1936), L. Lapicque a pu montrer, grâce à des expériences récentes de section partielle du sciatique de H. Schriever et G. Perschmann, que la fonction suivant laquelle l'influx grandit avec l'accroissement du stimulus devait consister dans l'entrée en jeu de fibres plus ou moins nombreuses. Dans ces conditions, on peut substituer, dans le raisonnement précédent, l'intégrale de probabilité Θ à la loi exponentielle, ce qui est encore plus satisfaisant pour l'esprit.

Ainsi se clôt admirablement le cycle de cette catégorie de recherches concernant la grenouille. Le résultat est d'une netteté parfaite et la localisation du centre subordonateur est en particulier très poussée : partie du thalamus (M. Lapicque, 1923), puis de la région sous-thalamique (M. Lapicque, 1930) ou de la base de l'encéphale (D. Acevedo, 1930), elle se limite finalement au plancher du mésencéphale, à la région du noyau rouge.

Remarquons dans ces conditions que, pour la netteté du problème général, il faut faire rentrer à nouveau dans l'ombre le thalamus proprement dit de la grenouille, dont l'étude reste à reprendre au point de vue chronaxique.

Devant la netteté des résultats précédents et devant la clarté de la théorie nouvelle, on comprend les lignes suivantes de H. Schriever :

« Zur Zeit Verworns neigte man bei Auffindung verschiedener Erregungsabläufe im Zentralnervensystem immer noch dazu, nun auch die andere Bahn zu suchen, über die man dann bald Hypothesen hatte. Es ist das Verdienst nicht zum wenigsten von Lapicque mit dieser etwas naiven Betrachtungsweise aus des Anfangszeit der Neuronentheorie endgültig aufgeräumt zu haben, indem er darauf hinwies, dasz die einzelnen Neurone auch selbst schon ständig Änderungen in ihrer Erregbarkeit zeigen, und dasz es eigene übergeordnete Zentren gibt, die diese Erregbarkeitsänderungen steuern. Wir glauben sogar, dasz diese fortschrittliche Erkenntnis zu dem besten gehört, was in den beiden letzten Jahrzehnten auf nervenphysiologis-

chem Gebiet überhaupt vorgebracht worden ist, und auch für die vorliegenden Versuchsergebnisse dürfte sie erst den eigentlichen Schlüssel zur Erklärung abgeben. »

« Au temps de Verworn on inclinait toujours, lors des recherches sur les différents trajets d'excitation dans le système nerveux central, à découvrir la voie nouvelle, pour laquelle on avait bientôt des hypothèses. Ce n'est pas le moindre des services rendus par Lapique que d'avoir définitivement fait table rase de cette conception quelque peu naïve du début de la théorie neuronale, en même temps qu'il révélait que les neurones isolés présentaient eux-mêmes, constamment, des changements d'excitabilité, et que des centres particuliers sus-jacents contrôlaient ces changements d'excitabilité. Nous croyons même que ce progrès de nos connaissances appartient au meilleur de l'apport des deux derniers siècles, dans le domaine neurophysiologique, et qu'il peut offrir, pour l'éclaircissement des résultats des expériences antérieures, la véritable clef. »

EXPÉRIENCES CHEZ LE CHAT

Le chat est certainement un mammifère de choix en tant qu'animal d'expérience sur la région diencéphalo-mésencéphalique, comme en témoignent les recherches classiques de Magnus et de Rademaker, qui ont si bien précisé la rigidité par décérébration de Sherrington.

On sait, en particulier, comment les sections de Magnus étagées d'avant en arrière ont montré que l'animal thalamique, réalisé par une section passant par le milieu du thalamus et le bord antérieur du corps mammillaire, garde la coordination de l'animal normal et peut, sur incitations, marcher, sauter, courir. Une section à peine plus postérieure, passant entre thalamus et tubercules quadrijumeaux en arrière et à travers la partie antérieure du noyau rouge en avant, réalise un animal identique au point de vue moteur mais qui a perdu son pouvoir de thermo-régulation.

Au contraire, une section passant au niveau de la portion postérieure du noyau rouge, ou un peu en arrière de celle-ci, peut faire apparaître (le résultat n'est pas absolu) un état de rigidité par décérébration, avec rigidité en hyperextension, à renforcements spéciaux avec perte de toute mobilité, et avec extériorisation facile des réflexes toniques profonds du cou et des réflexes labyrinthiques.

Cette rigidité par décérébration disparaît (ainsi que les réflexes profonds du cou), si la section est plus postérieure. Finalement on obtient l'animal spinal.

De tout ceci est née la notion du rôle fondamental du noyau rouge dans cet état de rigidité, à rattacher pour Rademaker au noyau magno-cellulaire.

G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler ont étudié, au point de vue chronaxique, trente-cinq chats en état de rigidité par décérébration et leurs résultats se retrouvent dans plusieurs mémoires, dont les premiers sont représentés par deux notes à la *Société de Biologie* (1929).

Leurs mesures ont été effectuées deux heures après une décérébration pratiquée au-dessus de la tente du cervelet, l'anesthésie étant dissipée et la température de l'animal étant maintenue constante. Ils ont fait les constatations suivantes :

Au point moteur, la chronaxie est normale ou légèrement augmentée pour les muscles non rigides, et diminuée, de moitié environ, pour les muscles contracturés.

Au voisinage immédiat du point moteur, toutes les chronaxies sont augmentées, celles des muscles rigides de 200 à 300 0/0, celles des muscles non rigides de 50 à 150 0/0.

Sur le nerf, on retrouve toujours la valeur la plus faible trouvée au point moteur.

Par ailleurs ils tirent des conclusions dont nous leur laissons la responsabilité :

« Il en résulte que les muscles du chat en rigidité de décérébration sont composés de fibres musculaires d'excitabilité différente. Il y a une hétérogénéité des fibres qui est beaucoup plus accusée pour les muscles rigides que pour leurs antagonistes. En effet, tandis que sur les muscles rigides on trouve, pour différentes fibres, des chronaxies qui sont dans le rapport de 1/7^e ou même 1/10^e, sur leurs antagonistes ce rapport est de 1/3 au maximum. Dans ces conditions, il est tout naturel de retrouver sur les nerfs des fibres à plus grande excitabilité, puisqu'ils sont toujours les premiers à répondre. D'autre part, il est certain que pour les muscles rigides il y a, entre le nerf et certaines fibres, un hétérochronisme tellement important que l'excitabilité par le nerf de ces fibres à grande chronaxie est complètement abolie. »

Nous en dirons autant de leur seconde note, consacrée à l'interprétation du mécanisme de la rigidité par décérébration. Le problème capital réside, pour eux, dans l'explication de l'existence de deux sortes de fibres à excitabilité différente dans ces muscles.

En ne considérant que les petites chronaxies, le rapport des chronaxies des muscles agonistes et antagonistes est l'inverse du rapport normal. Ces fibres à petite chronaxie représenteraient la voie centrifuge des réflexes toniques profonds du cou et des réflexes labyrinthiques. Peut-être un autre mécanisme joue-t-il, analogue à celui de la contracture durable, après une seule excitation, de certains muscles lisses de mollusques (*Sperrung* des Allemands); les fibres à petite chronaxie donneraient l'impulsion et les fibres à grande chronaxie maintiendraient le tonus. Enfin l'inversion du rapport des antagonistes traduirait la section pyramidale, comme dans l'hémiplégie.

Quant aux fibres à grande chronaxie, cette augmentation des chronaxies, globale et sans changement important de rapport entre elles, traduirait la lésion du système moteur extra-pyramidal.

Retenons seulement que, pour ces auteurs, la rigidité par décérébration, chez le chat, ne s'accompagnerait pas d'une égalisation des chronaxies des muscles agonistes et antagonistes. Ceci va apparaître en contradiction formelle avec les expériences suivantes.

EXPÉRIENCES CHEZ LE CHIEN

M. Bonvallet et A. Rudéanu (1932), et M. Bonvallet dans sa thèse (1935), ont étudié l'effet de la section III de Magnus chez le chien, après courte chloroformisation, les mesures étant faites quelques heures après la décérébration.

Dans treize cas sur quatorze, *la section a été suivie d'une égalisation parfaite des chronaxies des muscles antagonistes*. L'égalisation s'est produite indifféremment au niveau de la grande ou de la petite chronaxie ou à un niveau intermédiaire. Cette égalisation des chronaxies confirme, pour M. Bonvallet, l'opinion de Wacholder, pour qui la rigidité par décérébration est, non une hyperextension autonome, mais une hypertonie globale dans laquelle l'aspect d'hyper-

extension tient au phénomène mécanique de la prépondérance des extenseurs sur les fléchisseurs.

Il ne nous est pas possible d'interpréter le désaccord entre ces deux dernières séries d'expériences chez le chat et chez le chien. Plutôt qu'une différence due à l'espèce interviennent sans doute d'autres facteurs qu'une analyse plus poussée de la décérébration révélera peut-être (influence du shock, attitude de l'animal pendant la prise des mesures, caractère permanent ou paroxystique de l'hyperextension, durée de la survie, etc...).

EXPÉRIENCES SUR LES SÉLACIENS

P. Chauchard (1935) a étudié l'action des divers étages des centres encéphaliques sur l'excitabilité du réflexe médullaire chez *Scylliorhinus canicula*, Ris. Le réflexe observé fut une flexion de la nageoire pectorale sous l'influence d'une excitation contralatérale, le nerf excité étant lié en aval de l'excitateur. Les effets des sections étagées des centres nerveux furent les suivants :

« 1° Chez l'animal normal, et tant que des centres de la base du mésencéphale restent en connexion avec la moelle, la chronaxie sensitive est faible (subordination) et le réflexe répond à l'excitation unique.

« 2° Après une section en arrière du mésencéphale, la chronaxie sensitive est fortement augmentée, mais l'excitation unique reste efficace.

« 3° Après une section en arrière du bulbe, la chronaxie sensitive reste élevée, mais l'excitation unique devient inefficace et on obtient les lois de sommation typiques du réflexe médullaire chez l'animal spinal.

« Nous avons ainsi, d'une part, pu mettre en évidence chez les poissons, une subordination des nerfs sensitifs ; d'autre part le réflexe ne devient itératif qu'en l'absence du bulbe, alors que, chez la grenouille, il le devient aussitôt après l'ablation de la base du mésencéphale. Nos expériences apportent un nouvel exemple de l'importante action exercée par les centres de la base de l'encéphale sur l'excitabilité du réflexe médullaire. »

B. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME

Les documents neuro-pathologiques concernant le diencephale et les noyaux gris centraux de l'homme imposeront toujours certaines réserves, étant donné les difficultés à délimiter, dans chaque cas, la topographie exacte des lésions responsables. Plus que pour toute autre région du névraxe, sont exceptionnelles des lésions réellement systématisées. Par ailleurs, cette région, par ses centres principalement, est susceptible de donner naissance à des troubles extrêmement polymorphes ; troubles sensitifs (syndrome thalamique de Dejerine-Roussy, syndrome hypothalamique de Guillain-Alajouanine), à des mouvements anormaux multiples et à des troubles toniques variés (syndromes striés, syndromes parkinsoniens, dystonies d'attitude, etc...), enfin à des troubles végétatifs d'une importance extrême, en particulier au point de vue des différents métabolismes et de certaines fonctions, telle celle du sommeil. Les chances d'intrications lésionnelles sont considérables. Les chances de répercussions fonctionnelles le sont plus encore, et maintes étiquettes couramment appliquées, comme celle de syndrome extra-pyramidal, masquent une ignorance plus que relative. Ce n'est qu'en gardant sans cesse présente à l'esprit la notion de ces difficultés, qu'il convient d'utiliser les recherches suivantes.

SYNDROMES THALAMIQUES

G. Bourguignon a donné, dans plusieurs publications, un schéma chronaxique très tranché, et qui serait constant dans les syndromes thalamiques. Ce schéma, qui intéresse à la fois les chronaxies motrices et sensitives, a déjà été évoqué à propos du signe de Babinski. Rappelons-en l'essentiel. Il comporte d'abord un renversement du rapport des chronaxies des extenseurs et fléchisseurs des orteils ; mais si la chronaxie des fléchisseurs diminue de moitié comme dans les lésions pyramidales pures, celle des extenseurs s'élève beaucoup plus que dans ce dernier cas ; au lieu de se cantonner entre 0⁴⁰ et 0⁷⁰, elle atteint au moins 1⁵ et au plus 7⁵.

Parallèlement, la chronaxie sensitive des nerfs plantaires aug-

mente, d'une manière également variable, mais qui aboutit toujours à une égalité parfaite avec la chronaxie des extenseurs.

Peu d'auteurs semblent s'être intéressés à cette question. D. A. Markow (1934) écrit simplement que, au niveau des points cutanés de tact et de douleur, la chronaxie s'élève considérablement dans la lésion thalamique (comme dans celle des cornes postérieures); la rhéobase reste inchangée (1).

Au total et personnellement, nous serions tentés d'interpréter tout ceci, en disant qu'au niveau des fléchisseurs se révèle simplement la perte de la subordination pyramidale, alors qu'au niveau des extenseurs s'affirmerait une subordination aux importants centres sensitifs du thalamus.

En réalité, il convient de spécifier que le terme de syndrome thalamique masque, pour une grande part, une illusion. En effet, les neurologistes décrivent sous ce terme le groupement symptomatique qui succède à un ramollissement n'intéressant qu'une portion postéro-inféro-externe du thalamus; l'autonomie du syndrome tient à l'individualisation du pédicule vasculaire nourricier (pédicule thalamo-genouillé de Foix et Hillemand, né de l'artère cérébrale postérieure). Nous ignorons réellement ce qui traduirait la souffrance du reste du thalamus, et, en pratique, les quatre-cinquièmes des couches optiques gardent intact le mystère de leur séméiologie. Inversement, le ramollissement déborde souvent en dehors, en particulier sur la capsule interne, et il y a longtemps que le caractère accessoire et variable de l'hémiplégie (et du signe de Babinski), dans le syndrome thalamique, a été interprété en fonction des variations de cette atteinte capsulaire. Tout ceci montre bien le caractère encore ambitieux du terme de syndrome thalamique (tant clinique que chronaxique).

(1) « Die Chronaxie der Schmerz-und Druckpunkte bei Erkrankung des Thalamus und der hinteren Hörner stieg auch erheblich an. Die Rheobase blieb unverändert. »

SYNDROMES EXTRA-PYRAMIDAUX

Pour G. Bourguignon, un schéma d'ensemble résumerait tous les syndromes extra-pyramidaux ; il procéderait d'une distinction fondamentale entre les syndromes comportant des mouvements involontaires et les syndromes avec rigidité.

Pour les premiers, les chronaxies périphériques restent normales. « Il n'y a pas à proprement parler de syndrome chronaxique dans ces cas-là, la chronaxie périphérique normale ne donnerait aucune indication sur le centre lésé.

« Par contre, les lésions qui engendrent la rigidité déterminent des modifications des chronaxies musculaires. Ici, comme partout, l'attitude que prend le membre ou le segment de membre est fonction du rapport des chronaxies antérieures et postérieures. Les valeurs absolues des chronaxies sont du même ordre de grandeur que dans les lésions pyramidales mais sans jamais atteindre des valeurs semblables à celles de la dégénérescence. Ce qui différencie les deux ordres de lésions, c'est que, dans les lésions extra-pyramidales, on n'observe jamais ni *renversement* du rapport des chronaxies au membre inférieur, ni *augmentation* du rapport au membre supérieur (sauf s'il y a une lésion pyramidale associée) et qu'il y a toujours *diminution* du rapport, qui, souvent, arrive à l'*égalisation* des chronaxies antérieures et postérieures. On peut donc dire que le syndrome chronaxique des lésions extra-pyramidales avec rigidité est la tendance à l'*égalisation des chronaxies*. »

Un tel schéma semble avoir été considéré, par la suite, comme trop absolu. D'ailleurs sur le seul terrain clinique l'association des mouvements anormaux et des troubles toniques est extrêmement fréquente et, souvent, laisse mal s'affirmer une prévalence.

SYNDROMES PARKINSONIENS. — Les syndromes parkinsoniens, spécialement ceux qui constituent une séquelle de l'encéphalite épidémique de von Economo-Cruchet, constituent certainement le mieux étudié des syndromes chronaxiques extra-pyramidaux.

G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler ont donné plusieurs publications à ce sujet. Nous avons déjà cité, à propos de la genèse de la

notion de subordination, leurs deux premières notes à la *Société de Biologie* (1928). Rappelons qu'ils ont constaté, chez vingt-huit parkinsoniens, les faits suivants : égalisation des chronaxies des antagonistes à la racine des membres : modifications variables des chronaxies des antagonistes au niveau des extrémités supérieures, alors qu'aux extrémités inférieures le rapport s'inverse ; hétérochronisme entre le nerf et le muscle.

L'injection d'un milligramme de scopolamine, qui améliore les troubles fonctionnels, réduit ces différentes altérations chronaxiques.

En 1930, G. Marinesco, A. Kreindler et E. Façon ont étudié l'influence, sur la rigidité parkinsonienne, de la rachianesthésie à la novocaïne (qu'ils homologuent à une véritable radicotomie postérieure physiologique).

Cliniquement les modifications sont nettes. Après dix minutes, disparaissent la rigidité, l'exagération des réflexes de posture, le phénomène de la rone dentée, et les réflexes rotuliens et achilléens s'affaiblissent ; il n'y a ni anesthésie, ni paralysie. Cette dernière s'ébauche, légère et transitoire, après vingt minutes. La rigidité réapparaît à la trentième minute et l'exagération des réflexes de posture à la quarantième minute.

Au point de vue chronaxique, quand la rigidité a disparu, la chronaxie a diminué de moitié dans la majorité des muscles étudiés. Les auteurs interprètent ceci comme traduisant une action sur les fibres nerveuses proprioceptives du muscle (la rigidité parkinsonienne serait due aux réactions proprioceptives du muscle).

G. Bourguignon, en 1931, à propos des séquelles de l'encéphalite épidémique, avait signalé, au point de vue des modifications initiales (très rarement explorées), une constatation intéressante parce qu'impliquant peut-être une atteinte périphérique. Dans deux cas en effet, avec H. Claude, il a observé une augmentation chronaxique aux points moteurs, en même temps que des modifications de l'excitabilité au courant galvanique (galvanotonus et même réaction myotonique) ; il a posé la question d'une atteinte des cellules des cornes antérieures de la moelle.

Différents auteurs, comme J. Stein, comme St. Weisz et comme H. Altenburger (1932), ont confirmé la fréquence de l'égalisation des chronaxies des antagonistes dans le syndrome parkinsonien.

Cette égalisation ne se limiterait pas aux extrémités mais peut intéresser la totalité de la musculature des quatre membres. Cependant H. Altenburger fait des réserves sur la signification de cette égalisation, car il lui est arrivé, en cas d'hémisyndrome parkinsonien, de trouver les mêmes altérations chronaxiques sur le côté cliniquement indemne.

D. A. Markow (1932) a confirmé également cette tendance à l'égalisation ou mieux à la dédifférenciation (« *Entdifferenzierung* ») des chronaxies, par baisse de la chronaxie des extenseurs et élévation de la chronaxie des fléchisseurs. Il l'a retrouvée dès la période de début de l'encéphalite épidémique. D'autre part, il aurait constaté, sous l'influence de la mobilisation active ou passive, un retour à la normale très passager du rapport des chronaxies des antagonistes.

Plus récemment, E. Bena (1933), au II^e Congrès International de Neurologie à Londres, à propos d'un syndrome parkinsonien post-encéphalique suivi pendant cinq mois, a fait connaître une dissociation des chronaxies des muscles synergiques du membre supérieur (0,03 pour le brachial antérieur et 0,06 ou 0,07 pour les deux portions du biceps); il insiste, d'autre part, sur la labilité des chronaxies des muscles de l'avant-bras, ce qui traduirait, dit-il, l'augmentation du nombre des facteurs influençant la chronaxie. Par ailleurs, la scopolamine agirait moins en modifiant les chronaxies qu'en restaurant les fonctions antagonistes et cela par une action sans doute centrale (?).

HYPERKINÉSIES EXTRA-PYRAMIDALES. — Contrairement au schéma général de G. Bourguignon, un certain nombre d'auteurs ont trouvé des modifications chronaxiques dans des muscles présentant des mouvements anormaux de nature extra-pyramidale (St. Weisz, G. Marinresco et A. Kreindler).

C'est ainsi que, dans la *chorée de Sydenham*, D. A. Markow a constaté, au début, un raccourcissement des chronaxies (spécialement dans les fléchisseurs), qui fit place secondairement à un allongement.

Très récemment (1936), G. Bourguignon a rapporté une observation d'*hémichorée de Sydenham*, dans laquelle il a trouvé, outre une

augmentation bilatérale des chronaxies vestibulaires, des chronaxies systématiquement plus grandes du côté choréique que du côté sain, quoique restant dans les limites de la normale (1).

D. A. Markow a trouvé également des synergies chronaxiques paradoxales dans une *chorée symptomatique* et dans des cas de *maladie de Wilson*, d'*Athétose double* et d'*Hyperkinésies post-encéphalitiques*.

Au total, la tendance à l'égalisation chronaxique des muscles antagonistes des extrémités, ou même des différents segments des membres (« *Entdifferenzierung* ») paraît fréquente dans les syndromes extra-pyramidaux. Mais il semble nécessaire de recueillir de nouveaux documents, pour chaque variété de syndrome extra-pyramidal et en tenant compte, dans la mesure du possible, de l'intensité et de la topographie de chacun des troubles élémentaires.

Ces réserves sont d'autant plus nécessaires, que certains auteurs se sont basés sur les seules constatations chronaxiques précédentes pour édifier des généralisations, à tout le moins prématurées. C'est ainsi que D. Dorogan et M. Capii (1930), ayant examiné vingt et un sujets atteints de *pellagre*, ont constaté une tendance générale à l'égalisation des chronaxies, la diminution étant globale au niveau des membres supérieurs, alors qu'elle se limitait aux muscles à grande chronaxie au niveau des membres inférieurs. Ils voient là une analogie suffisamment nette avec le syndrome parkinsonien pour en déduire que la *pellagre* est une maladie à substratum lésionnel mésencéphalique.

DYSTONIES D'ATTITUDE

Quelques documents sont à citer à ce point de vue.

RIGIDITÉ PAR DÉCÉRÉBRATION. — Un cas de rigidité par décérébration, chez un hydrocéphale de 5 ans, a été étudié, au point de vue chronaxique, par St. Draganesco, O. Sager et A. Kreindler (1929).

(1) C'est la première fois, croyons-nous, que G. Bourguignon admet que des chronaxies restant comprises dans les limites normales assignées par lui, peuvent, en présentant des valeurs toutes parallèlement abaissées, acquérir une signification révélatrice d'un trouble fonctionnel systématisé.

Les mesures, effectuées en position horizontale (position de repos relatif), ont montré une tendance à l'égalisation, surtout au niveau des muscles à grande chronaxie.

D'autre part, le phénomène de Magnus et de Kleyn était cliniquement très net. Les auteurs ont pu mettre en évidence le mécanisme chronaxique des réflexes toniques profonds du cou correspondants, en mesurant les modifications, sous l'influence des positions de la tête, des chronaxies d'un muscle extenseur et d'un muscle fléchisseur de l'avant-bras (côté droit, points moteurs) :

	TÊTE DE FACE	TÊTE A DROITE	TÊTE A GAUCHE
Biceps . . .	0 σ 23	0 σ 28	0 σ 14
Triceps . . .	0 σ 28	0 σ 16	0 σ 26

Le mécanisme est très clair : le muscle qui entre en contraction sous l'influence du sens du déplacement correspondant de la tête, présente, à ce moment, une baisse de chronaxie (hyperexcitabilité) ; au contraire le muscle relâché ne présente aucune variation chronaxique. Ainsi s'extériorise nettement ici cette action de subordination masquée à l'état normal.

Nous reprenons tout ceci au chapitre de la subordination labyrinthique.

SPASMES DE TORSION. — D'un intérêt évident *a priori*, les spasmes de torsion n'ont encore fourni que des documents très restreints et, à notre avis, d'interprétation délicate.

G. Marinesco et A. Kreindler (1930) ont examiné un hémispasme de torsion droit. Du côté gauche, les chronaxies étaient normales (sauf celle du point moteur supérieur du biceps fémoral). Au contraire, du côté droit, existaient de multiples élévations de chronaxie.

En réalité, il ne faut établir qu'avec d'extrêmes réserves une relation entre ces modifications et la dystonie d'attitude. Trop souvent le trouble n'est pas pur, spécialement en cas d'étiologie encéphalitique, la plus fréquente d'ailleurs ; le malade de G. Marinesco et A. Kreindler présentait quelques symptômes parkinsoniens ipsilatés.

raux. Mieux vaudrait s'adresser aux cas purs, à ceux du type Ziehen-Oppenheim. D'autre part, le rôle du labyrinthe doit être réservé dans toutes les dystonies d'attitude ; nous y reviendrons.

LE SOMMEIL

Il nous paraît indispensable, à propos du diencéphale, d'évoquer le problème des modifications chronaxiques par le sommeil, étant donné que la localisation des centres fonctionnels correspondants, dans la partie postérieure, inférieure et médiane du III^e ventricule, paraît définitivement prouvée par un accord de documents anatomiques, physiologiques et pathologiques tel, qu'on doive l'envier pour tout autre problème de localisation encéphalique. Malheureusement le moindre examen devient évidemment très difficile au cours du sommeil.

Par ailleurs, le sommeil, et même la simple somnolence, est un écueil que l'on rencontrera fréquemment au cours des expériences d'électro-physiologie. Il importe de savoir qu'il peut constituer, au point de vue des mesures chronaxiques, une importante source d'erreurs. Nous nous contenterons d'un minimum d'exemples.

A. et B. Chauchard et S. Kajiwara (1931) ont étudié, chez le chien, les chronaxies dans le sommeil provoqué par la compression cérébrale, technique qui a l'avantage de n'introduire dans l'organisme aucune substance capable d'influencer les mesures. Ils observent, dans ces conditions, une égalisation des chronaxies des antagonistes pendant le sommeil, égalisation réversible comme ce dernier. La même égalisation chronaxique a été observée par G. Marinesco, A. Kreindler et O. Sager, chez l'animal, après piqûre de l'infundibulum.

Ainsi, pendant le sommeil, la subordination normale disparaît. L'action est identique à celle trouvée lors de l'emploi des anesthésiques, éther, chloroforme, alcool, etc.

Nous ne discuterons pas s'il faut voir dans le sommeil même, la modalité d'action de cette catégorie de substances pharmacodynamiques. L'identité des phénomènes chronaxiques de disparition de la subordination périphérique est évidente.

Nous aurons l'occasion, dans certaines de nos expériences chez le chien exposées plus loin, de retrouver cette disparition de la subordination sous l'influence du sommeil. Nous insisterons également sur un détail, avertisseur de l'approche de la somnolence, et qui consiste en une élévation globale des rhéobases et des chronaxies. On comprend pourquoi tout ceci exige d'être parfaitement connu de tout expérimentateur travaillant sur les phénomènes de subordination.

Chez l'homme, lors du sommeil spontané, G. Bourguignon et J. B. S. Haldane (1931) ont étudié l'évolution de la chronaxie de l'extenseur commun des doigts (point moteur supérieur du faisceau de l'index). Dès l'assoupissement, la chronaxie s'élève, atteint une augmentation de 50 0/0 en plein sommeil et retombe à la normale dès le réveil. Malheureusement aucune mesure n'a été prise parallèlement sur un des muscles fléchisseurs antagonistes.

*
* *

A la fin de cette énumération des documents concernant cette région du névraxe, recueillis chez l'animal et chez l'homme, si quelques grandes analogies s'imposent, on saisit néanmoins combien peuvent diverger les domaines explorés.

Les faits les plus proches concernent la subordination motrice et, à ce point de vue, le rôle primordial de la région du noyau rouge apparaît définitivement acquis.

Par contre, chez l'animal, toute notion manque pratiquement sur les subordinations éventuellement exercées par le thalamus et le corps strié. Chez l'homme, inversement, les systèmes extra-pyramidaux furent au premier plan des préoccupations, mais l'interprétation des faits exige encore une connaissance plus précise du rôle fonctionnel propre à chacun de ces systèmes.

Enfin, soulignons que nous n'avons pas tenté, dans ce chapitre, de distinguer subordination par le diencéphale et subordination sur le diencéphale. C'est qu'en effet tous les documents précédents ne mettent en évidence que des influences exercées par cette région. Les phénomènes inverses sont logiques, nécessaires même, spécialement en ce qui concerne les centres végétatifs, mais actuellement toute notion chronaxique manque à leur sujet.

CHAPITRE III

TRONC CÉRÉBRAL ET SUBORDINATION

C'est plutôt par souci de symétrie que nous marquons d'un chapitre la place du tronc cérébral.

En effet, d'après ce que nous avons précisé à propos du diencéphale, le reste du tronc cérébral (pédoncule, protubérance et bulbe) garde essentiellement la valeur d'une zone de passage pour les grandes voies d'association encéphalo-cérébello-médullaires. Les noyaux d'origine des nerfs crâniens, moteurs ou sensitifs, relèvent du problème de la subordination périphérique. Les centres et les relais concernant les voies visuelles et cochléo-vestibulaires, ou ceux des systèmes végétatifs (sympathique et parasympathique) doivent être rattachés aux chapitres correspondants.

Nous n'ignorons certes pas l'existence probable, dans le tronc cérébral, de centres contrôlant certains automatismes et méritant une étude particulière, mais des documents font actuellement défaut à leur sujet. Pour donner un seul exemple, mentionnons les olives bulbaires, que nous avons tendance à considérer personnellement comme le pôle le plus inférieur des systèmes réglant les automatismes extra-pyramidaux. De multiples travaux récents, en particulier de l'école de la Salpêtrière, permettent d'affirmer le rôle des olives bulbaires dans certains mouvements anormaux (myoclonies rythmées), dans certaines hypertonies tardives des atrophies olivo-ponto-cérébelleuses et peut-être même dans la simple station debout (N. Zand). Mais le problème chronaxique correspondant reste encore entièrement ouvert.

CHAPITRE IV

MOELLE ÉPINIÈRE ET SUBORDINATION

Le domaine envisagé dans ce chapitre se définit de lui-même, quoique deux remarques nous paraissent nécessaires. D'une part, les cellules motrices de la corne antérieure de la moelle doivent être étudiées, non ici, mais avec le nerf et en tant que neurone moteur périphérique. D'autre part, certains centres intramédullaires, tels ceux du *tractus intermedio-lateralis* de la moelle dorsale des mammifères, ne permettent actuellement aucune étude chronaxique.

A. — RECHERCHES CHEZ L'ANIMAL

SUBORDINATION SUR LA MOELLE ÉPINIÈRE

Etant donné l'ordre descendant adopté pour l'étude des centres nerveux cérébro-spinaux, une proportion importante des documents concernant l'influence des étages supérieurs sur la moelle a déjà été utilisée. Nous ne ferons qu'en rappeler les conclusions. Ces documents concernent presque exclusivement les réflexes médullaires croisés ou ipsilatéraux.

EXPÉRIENCES CHEZ LES BATRACIENS. — Nous avons vu que la loi fondamentale de ces réflexes est la suivante :

Chez la grenouille spinale, les réflexes médullaires ne sont possibles qu'au prix d'une sommation marquée. Chez la grenouille nor-

male, ou décortiquée, ou thalamique, le réflexe cesse d'être itératif et l'excitation unique est efficace (un certain degré de sommation peut persister mais il permet simplement une légère économie de voltage). C'est chez la grenouille mésencéphalique que se produit *brusquement* le changement de modalité dans la réflexivité médullaire; la région du noyau rouge représente essentiellement la zone de contrôle.

Nous ne reprendrons aucune des multiples expériences qui ont servi à édifier ce mécanisme. Ajoutons simplement quelques détails connexes.

H. Laugier et M. Mazoué (1927) avaient constaté que, chez la grenouille non décérébrée mais morphinée, quarante-huit heures après l'injection de 3 centigrammes de morphine, le réflexe croisé peut être obtenu avec une excitation unique, portant soit sur le bout central du sciatique, soit sur la membrane interdigitale; ils ont montré que la période réfractaire pouvait atteindre une minute et que la sommation se manifestait au cours de cette période. Or, chez de tels animaux, les sections nerveuses successives démontrent également que l'excitation unique reste efficace après ablation des hémisphères ou des lobes optiques et que la sommation redevient nécessaire après section cérébello-bulbaire.

V. H. Cicardo (1935), chez *Bufo arenarum*, à propos de l'action curarisante bien connue du venin de cobra, a mis en évidence une influence de celui-ci sur le réflexe médullaire croisé. Chez le crapaud bulbo-spinal apparaît d'abord une augmentation de la rhéobase sensitive correspondante et souvent une baisse de la chronaxie et du temps de sommation; secondairement, le réflexe devient très fatigable et la chronaxie sensitive et le temps de sommation augmentent nettement; l'intérêt de ces phénomènes réside dans leur précession fréquente sur l'augmentation de la chronaxie nerveuse motrice.

EXPÉRIENCES CHEZ LE CHIEN DE M. BONVALLET ET J. LE BEAU (1936). — Ces auteurs ont recherché si les centres mésencéphaliques, qui agissent sur la subordination périphérique, règlent également la subordination médullaire. Ils ont étudié les réflexes de flexion et d'extension croisées des pattes postérieures (par stimulation de la branche orale du saphène externe), chez des chiens ayant subi, deux ou trois jours auparavant, une des sections nerveuses suivantes :

- section de la moelle lombaire (intervalle L_1-L_2);
- section de la moelle cervicale (intervalle C_6-C_7);
- ablation cortico-sous-corticale totale, ou poudrée aux aires motrices les parties étudiées.

La mesure des lois des intervalles correspondantes leur a permis, quel que soit le niveau de la section, d'aller plus loin: les deux réflexes pouvaient toujours être obtenus par une excitation unique. D'autre part, une origine somatique était souvent présente, mais toujours inférieure à celle qui se manifeste chez une grenouille saine. L'économie de voltage (moins 20 à 30 μ V), la sommation convergente vers une fréquence des stimuli de l'ordre de 10 par seconde, la zone maxima pour une fréquence de 50 par seconde, puis descente à partir d'une fréquence de 150 par seconde.

Ces données trouvent pendant longtemps, et même récemment, dans les termes suivants: « l'influence de l'excitation descendante sur la grenouille saine, les phénomènes de sommation sont analogues chez le chien spinal et chez celui dont les centres supérieurs à l'excitation de l'écorce sont intacts. Chez les mammifères, l'influence des centres supérieurs se traduit donc par une action tonique sur l'excitabilité des neurones intervalaires ».

Il nous paraît indispensable de réclamer de nouvelles observations confirmatives, portant sur des séries de sections plus multiples encore et intéressant plus qu'une seule espèce de mammifère, l'homme, dont l'homme, certains — certaines — sont plutôt en sens contraire.

SUBORDINATION PAR LA MOELLE SPINALE

Au point de vue de la subordination physiologique nous avons vu que de nombreuses données concordantes (M. Lapicque, H. Schroeder, etc.) chez la grenouille, M. Barthelette chez le chien montraient, pour l'animal spinal, la dispersion d'une telle subordination, les auteurs se disputant les rôles sous-jacents réels.

G. Marinesco, O. Saget et A. Kossuth (1933) ont entrepris de nouvelles recherches portant sur des sections nerveuses planes, ont tenté de préciser le trouble de la subordination physiologique, au niveau de la

puelle postérieure, après transection de la moelle dorsale (au niveau de II). Il est évident, au droit des lésions de l'axe les courbes sont monotones, l'axe l'emportant plus marquée pour les réflexes. Plus tard, se produisant une adaptation par réajustement des chronaxies de ces derniers. L'isochronisme neuro-musculaire persiste constamment. Une première fois il ne peut être déterminé un réflexe médullaire ipsilatéral de flexion, dont la chronaxie baisse de 0,042 au 3^e jour de l'opération, à 0,014 au 7^e jour.

Une autre objection, relative, la possibilité de subordination, provient de chez l'animal avant même l'opération et coïncidant avec la disparition, après la phase de choc médullaire, d'un certain degré de coordination motrice, s'objectivant d'abord par le retour et même l'exagération des réflexes élémentaires (tendineux, etc...), et, mieux encore, par la révélation de tout un automatisme médullaire marqué à l'échelle sensorielle de la subordination. Le Lapique a souligné récemment (1935), cette objection : « chez la grenouille spinale, la différenciation des chronaxies est absente : pourtant le réflexe montre la coordination... ».

La difficulté exigeant d'être éclaircie. Elle semble l'être, tout au moins en partie, par les travaux suivants.

POTENTIALITÉ D'UN POUVOIR DE SUBORDINATION

CHEZ LA GRENOUILLE ADULTE

M. Lapique et F. Vahl (1931), ayant comparé l'influence de la caféine chez la grenouille normale, la grenouille thalamique et la grenouille spinale, constatent que l'apogée de l'effet « chez une grenouille subissant l'écrasement du bulbe, rétablit une subordination proportionnelle comparable à celle du tronc médullaire de l'animal normal ». La subordination, tout entière se joue à l'about de subordination dans la moelle isolée.

M. Lapique, étudiant d'une part les effets de la caféine, constatant que, dans les conditions, les plus défavorables à la démonstration le fait peut cependant produire un abaissement de chronaxie dans la périphérie.

Dans une autre direction, plusieurs expériences ont montré que le réflexe médullaire de l'animal spinal était susceptible de présenter un aplatissement de la loi des intervalles.

C'est ainsi que F. Vahl (1932) a mis en évidence, sous l'influence de la caféine, une diminution considérable du temps de sommation du réflexe, diminution telle que la moelle fonctionne presque comme un système non itératif.

De même, G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler, dans le mémoire que nous venons de citer, signalent la possibilité de voir le réflexe médullaire devenir capable de répondre à une excitation unique.

H. H. Jasper et M. Bonvallet (1935) ont apporté des résultats nettement positifs chez le rat, grâce à des mesures portant, non sur un seul muscle, mais un couple d'antagonistes. Après résection d'un fragment de moelle thoracique (1 mm.), ils constatent, deux ou trois jours plus tard quand les animaux sont rétablis du choc opératoire, la réapparition d'un hétérochronisme marqué entre les chronaxies des muscles antagonistes. Parallèlement, ils insistent sur le fait que le rapport des antagonistes est en relation constante avec l'intégrité des réflexes spinaux.

M. Bonvallet, dans sa thèse (1935), conclut à ce sujet : « Il ressort de ces expériences que, chez les mammifères, la présence des centres supérieurs n'est pas absolument indispensable pour maintenir les neurones moteurs dans un état de subordination. Chez l'animal intact, ce sont évidemment ces centres qui dominent et sont chargés de la régulation des chronaxies motrices, la preuve en est que leur suppression provoque un long arrêt de cette régulation; mais nos expériences montrent qu'en leur absence, après un temps plus ou moins long, le tissu médullaire peut à son tour se montrer capable d'exercer sur l'excitabilité des fibres nerveuses une action semblable à celle du tissu nerveux thalamo-mésencéphalique, et, en particulier, est susceptible d'établir entre les chronaxies des antagonistes un rapport permettant la production de mouvements coordonnés...

« Il semble bien qu'on puisse généraliser et dire que, tant qu'il existe du tissu nerveux central où puisse s'établir la jonction de fibres afférentes et efférentes, avec possibilité d'un arc réflexe, il existe dans ce tissu la potentialité de produire le phénomène de subordination. »

Nous ne développerons pas les analogies d'un tel phénomène avec maintes autres libérations d'automatismes nerveux latents (tel celui, infiniment plus perfectionné, que l'on observe dans l'automatisme

cardiaque, lors de la dissociation auriculo-ventriculaire). Terminons, simplement, en montrant comment on peut interpréter la mise en branle de ce mécanisme latent.

INTERPRÉTATION DE A. RUDÉANU DE LA SUBORDINATION LATENTE CHEZ LA GRENOUILLE SPINALE (1933). — Cet auteur, recherchant quel mécanisme physiologique pouvait déclancher cette subordination, s'est demandé si une excitation centripète, en agissant sur la moelle libérée, ne pourrait pas déterminer à elle seule une variation de la chronaxie du nerf moteur.

Il mesure la chronaxie d'un nerf sciatique d'une grenouille spinale dont les réflexes sont réapparus, en même temps qu'il excite avec une bobine d'induction le bout central du sciatique du côté opposé, ou la peau de la cuisse ou de la jambe (l'excitation cutanée par une goutte d'acide acétique sera également efficace).

Chez vingt-deux animaux sur vingt-six, il constate une variation nette (30 0 0 de la valeur initiale) de la chronaxie motrice, baisse dans deux tiers des cas, augmentation dans l'autre tiers. Les quatre animaux n'ayant présenté aucune variation avaient entièrement perdu les réflexes du membre postérieur examiné.

« Tout se passe comme si une excitation centripète avait le pouvoir de mettre en jeu la subordination chez un animal spinal. De même que l'injection de caféine dans les expériences de M. Lapique et Vahl ou de strychnine dans celles de M. Lapique, l'excitation centripète « révèle », en agissant sur la moelle, la subordination qui n'existait pas avant. Ces expériences ont d'ailleurs besoin d'une étude plus approfondie et de généralisation chez d'autres animaux. Néanmoins, nous avons pensé qu'il serait d'un grand intérêt d'étudier les chronaxies des antagonistes chez l'animal spinal soumis à une excitation centripète. Une première série d'expériences nous a montré la réapparition du rapport de 1 à 2 de ces chronaxies. »

Au total, il semble bien prouvé que la moelle n'exerce une subordination périphérique que dans des conditions spéciales. Ce pouvoir de subordination reste-t-il toujours entièrement latent à l'état normal? Ceci reste encore à approfondir.

B. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME

Les documents correspondants sont essentiellement d'ordre pathologique et tout ne sera pas là, répétons-le, subordination pure ; les constatations, chez l'homme normal, se réduisent à quelques précisions concernant les réflexes médullaires.

RÉFLEXES MÉDULLAIRES A L'ÉTAT NORMAL. — Nous avons vu, dans la première partie, que L. Delherm et H. Fischgold (1933) avaient retrouvé chez l'homme pour le réflexe crémastérien, par excitation de la région des adducteurs, le fonctionnement itératif.

H. Fischgold et J. Bernard (1935) ont donné d'intéressantes précisions sur la fatigabilité des centres réflexes de la moelle. Pour un repos supérieur à une minute le voltage liminaire reste constant ; si le repos devient inférieur à trente secondes, la fatigabilité apparaît, le voltage doit augmenter mais redevient constant à un moment donné. Pendant ce temps, la chronaxie centripète ne subit que des fluctuations restant dans les limites normales.

Si on raccourcit à nouveau brusquement le temps de repos, alors que la courbe du voltage était devenue asymptote, on observe une nouvelle augmentation aboutissant à un nouveau palier.

La fatigabilité des centres réflexes médullaires est donc caractérisée, non seulement par le voltage liminaire, mais par un second paramètre : le temps de repos entre deux excitations. Ce second paramètre paraît le plus caractéristique de la fatigabilité du réflexe médullaire et il s'élève avec l'âge (10 à 15 secondes chez l'adolescent, 1 minute chez l'adulte).

M. Moldaver (1935) semble avoir constaté quelque chose d'analogue, pour le réflexe palmo-mentonnier, avec deux stimuli séparés par un intervalle variable. La sommation est maxima pour un intervalle de 7 à 12 π . Mais il constate, à côté des phénomènes de sommation, des phénomènes d'inhibition centrale qui s'apparentent peut-être à la fatigue médullaire de H. Fischgold et J. Bernard.

J. Bernard et J. Lefebvre (1936) ont apporté d'intéressantes comparaisons entre les réflexes médullaires normaux et pathologiques.

A l'état normal, les réflexes cutané-plantaire, cutané-abdominal et crémastérien répondent à une excitation unique, mais présentent

une possibilité de sommation correspondant à une économie d'un tiers du voltage ; le réflexe cutané-plantaire ne répond qu'inconstamment à l'excitation unique, peut-être par insuffisance de voltage. Tous ces réflexes possèdent le même temps de sommation (1/2 sec.), correspondant à une chronaxie de 2 à 8^r (fig. 11).

Le réflexe cutané plantaire dans l'hémiplégie, au contraire, a toujours présenté (30 cas), un fonctionnement itératif, la courbe des intervalles étant très redressée et le temps de sommation atteignant 4 à 6 secondes (fig. 12).

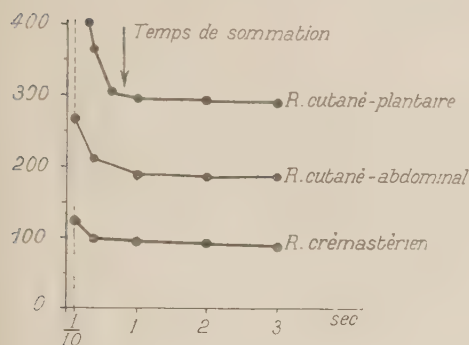


Fig. 11. — Loi des nombres des trois réflexes chez un même sujet. Identité du temps de sommation.

(d'après J. Bernard et J. Lefebvre).

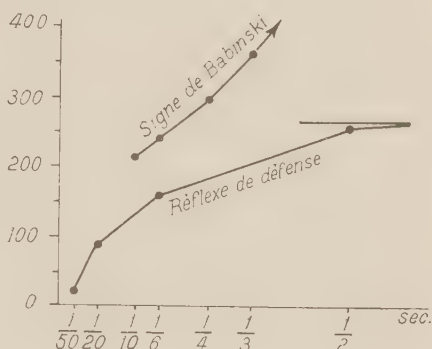


Fig. 12. — Lois des intervalles d'un signe de Babinski et d'un réflexe de défense.

Chez les mêmes malades, le réflexe crémastérien montrait un temps de sommation d'une seconde du côté sain et de trois secondes du côté de l'hémiplégie.

Le réflexe de défense, dans les compressions médullaires, a toujours répondu à l'excitation unique avec un voltage bas ; l'économie de voltage devient telle que la courbe des intervalles tend vers 0 pour une fréquence de 50. Au total, les auteurs concluent, contrairement à M. Bonvallet et J. Le Beau, à l'existence d'une subordination sur les réflexes médullaires :

« Dans l'ensemble, ainsi que pouvaient le faire prévoir les modifications dans l'étendue et la nature du réflexe au cours des états pathologiques, il semble bien que les modifications des lois d'excitabilité du réflexe médullaire cutané plaident en faveur d'une régula-

tion centrale de l'excitabilité du neurone intermédiaire chez l'homme ; son action est encore mal précisée, mais l'étude des modifications apportées par une lésion centrale, aux constantes de temps du réflexe (temps de sommation, allure plus ou moins redressée des courbes d'intervalles, réponse ou non à l'excitation isolée) menée de pair à l'étude des répercussions chronaxiques d'origine centrale, aidera à bâtir l'électro-physiologie du système cérébro-spinal. »

PARAPLÉGIES SPASMODIQUES. — Outre la partie des notions précédentes concernant les compressions médullaires, quelques recherches chez les paraplégiques peuvent être mentionnées.

A. Kreindler et E. Façon (1930) ont eu l'opportunité d'étudier deux cas de paraplégies spasmodiques en suivant les modifications de leurs chronaxies sous l'influence d'une rachianesthésie, à l'occasion d'interventions pour hernie et pour appendicite.

Au point de vue de la paraplégie spasmodique, outre l'inversion du rapport des muscles antagonistes de la jambe correspondant au signe de Babinski, ils constatent, au niveau de la cuisse, une égalisation par augmentation dans les extenseurs et abaissement dans les fléchisseurs. L'isochronisme entre nerf et muscle est partout conservé.

Dix minutes après l'anesthésie, alors que les muscles sont flasques et que les réflexes tendineux et les réflexes d'automatisme médullaire sont abolis, ils trouvent une augmentation générale des chronaxies, plus marquée (quadruple) au niveau des muscles postérieurs de la jambe. Les antagonistes sont devenus égaux, fait qui correspond à la disparition du signe de Babinski.

Soulignons combien un tel exemple est en faveur d'une subordination médullaire réelle. La paraplégie n'était pas celle qui traduit la simple interruption des deux faisceaux pyramidaux dans la moelle. L'existence d'un automatisme médullaire permet d'affirmer un certain degré de sclérose transverse (autrement dit il y avait plus ou moins section physiologique de la moelle).

SCLÉROSE LATÉRALE AMYOTROPHIQUE. — G. Bourguignon (1925 et 1932) a trouvé, d'une part, des modifications liées au syndrome pyramidal et, d'autre part, des chronaxies de dégénérescence dans les muscles atrophiés et même, fait intéressant au point de vue diagnostique, dans les muscles en apparence encore indemnes. Cette constata-

tion paraît assez importante pour orienter le diagnostic dans les cas douteux.

Par la suite, J. Stein, puis St. Weisz, enfin D. A. Markow (1932), ont fait des constatations équivalentes; nous mentionnerons plus loin celles de ce dernier auteur.

HEMIPLÉGIE SPINALE (SYNDROME DE BROWN-SÉQUARD). — Nous ne ferons que citer les constatations complexes de G. Bourguignon; leurs détails doivent être lus dans les mémoires publiés par cet auteur de 1931 à 1933. L'essentiel réside dans un syndrome sensitivo-moteur croisé, dont il a décrit deux formes plus frustes, selon que les troubles cliniques sont exclusivement moteurs ou sensitifs. Il les désigne du terme de *Syndromes de Brown-Séguard chronaxiques*. Cette généralisation ne va peut-être pas sans inconvénient pratique car elle conduit G. Bourguignon à l'aveu suivant: « Toutes les lésions médullaires non systématisées (compressions de la moelle, hémorragies médullaires, etc.) que j'ai examinées jusqu'ici présentent le syndrome chronaxique de Brown-Séguard, simple ou double ». En pratique, la notion intéressante à retenir, c'est que la constatation d'isochronismes sensitivo-moteurs contralatéraux est un signe de présomption en faveur du siège médullaire de la lésion.

TABES. — D'assez nombreux auteurs ont tenté d'établir une formule chronaxique de l'ataxie locomotrice progressive.

G. Bourguignon (1921) a décrit une baisse de plus de 30 0 0 dans la chronaxie des jumeaux, au cours d'une crise de douleurs fulgurantes; en dehors de celle-ci la chronaxie était redevenue normale. Il avait interprété ceci comme une simple répercussion, sur la chronaxie des points moteurs musculaires, de la lésion du neurone sensitif.

E. Blumenfeld et H. Köhler (1928) avaient trouvé une baisse, au contraire durable, de la chronaxie des muscles jumeaux, alors que les chronaxies des muscles jambier antérieur, extenseur commun des orteils et long péronier latéral restaient inchangées. Conformément à la notion donnée par L. Lapicque, ils ont vu dans cette altération du rapport des muscles antagonistes, le substratum fonctionnel de l'ataxie tabétique.

G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler (1930) ont donné les résultats des examens de quatorze tabétiques présentant une grande ataxie et d'importants troubles des sensibilités profondes, mais restant indemnes de toute atrophie musculaire :

Ils font tout d'abord la même constatation qu'E. Blumenfeld et H. Köhler au point de vue du rapport des muscles antagonistes. De plus, ils signalent que les chronaxies des muscles synergiques deviennent hétérogènes. Enfin, dans quelques cas, ils auraient rencontré un hétérochronisme neuro-musculaire. Ce dernier point mis à part, ils interprètent les modifications des chronaxies précédentes, comme des modifications de la subordination motrice, dont les lésions des neurones sensitifs seraient responsables; ces lésions auraient la valeur d'une véritable radicotomie postérieure.

D. A. Markow (1932), chez des malades très ataxiques, a retrouvé l'égalisation des chronaxies des antagonistes des extrémités inférieures. Il a fait également une autre remarque, qui trouvera mieux sa place dans la quatrième partie de cet ouvrage.

H. Altenburger (1932) a trouvé des baisses de chronaxie, mais parfois aussi des allongements. Il se refuse à en tirer argument pour le problème de l'influence des excitations afférentes sur les chronaxies motrices.

H. Quincke (1932), étudiant plus spécialement le pouvoir de sommation des fibres afférentes, a constaté que, chez les tabétiques ayant perdu la sensation de la douleur, celle-ci peut être provoquée par l'excitation itérative.

Plus récemment, G. Moldaver (1935) a vérifié dans cinq cas avec ataxie nette, que les muscles synergiques n'ont plus la même chronaxie (valeur allant de trois à quatre fois à la moitié de la normale); le désordre chronaxique est nettement moindre chez les tabétiques non ataxiques.

Au total, dans le *tabes*, les auteurs sont sensiblement d'accord sur deux ordres de perturbations chronaxiques intéressant les groupes antagonistes d'une part, les groupes synergiques d'autre part. Tantôt l'une, tantôt l'autre de ces perturbations a été considérée comme caractéristique et responsable de l'incoordination. Par contre, il faut encore réserver, avec H. Altenburger, toute homologie avec les radi-

cotomies postérieures (nous verrons les exemples chirurgicaux de celles-ci étudiés par cet auteur).

AMYOTROPHIE CHARCOT-MARIE. — G. Bourguignon et M. Faure-Beaulieu (1922) ont signalé, à côté des altérations des chronaxies motrices liées aux dégénérescences musculaires, l'existence de légères variations des chronaxies sensitives, qui seraient les seules manifestations des lésions, cliniquement silencieuses mais anatomiquement constantes, des cordons postérieurs.

ANÉMIE PERNICIEUSE. — F. H. Lewy (1932) a fait mention de quelques altérations chronaxiques, qu'il n'interprète d'ailleurs pas, quoiqu'il les rapproche de constatations faites dans le diabète.

MALADIE DE FRIEDREICH ET HÉRÉDO-DÉGÉNÉRATION SPINO-CÉRÉBELLEUSE. — Il était classique de décrire la maladie de Friedreich dans la pathologie médullaire : nous la laisserons figurer à la fin de ce chapitre, quoique dans le livre consacré par nous à cette affection en 1929, nous ayons hautement protesté contre cette tendance tant au nom de la clinique qu'au nom de l'anatomie pathologique. Les lésions médullaires sont, certes, extrêmement importantes, mais ne le cèdent guère aux lésions du cervelet et des voies cérébelleuses, ainsi qu'à celles du tronc cérébral ; il nous a été donné également de faire connaître, avec G. Guillain et M. Aubry, l'existence, constante à quelques degrés, de troubles labyrinthiques. Toutes ces notions doivent être présentes à l'esprit pour aborder les altérations chronaxiques considérables que nous avons découvertes dès 1927. Chez vingt malades, en effet, nous avons mis en évidence un contraste extrême entre les réactions électriques qualitatives qui sont pratiquement normales, et les mesures quantitatives qui sont grossièrement altérées, certaines chronaxies atteignant jusqu'à vingt fois la valeur normale (nous renvoyons au volume déjà cité pour le détail des chiffres). Nous avons éliminé le rôle éventuel de l'immobilisation prolongée et de l'ancienneté de la maladie, en démontrant l'existence des mêmes modifications à une période très précoce du début (un an et même deux mois dans un cas). S'il ne nous paraissait pas possible de préciser un schéma topographique net, nous avons, dès cette époque, cru pouvoir interpréter cette altération, comme traduisant une « répercussivité transsynaptique » (rappelons que c'est en 1928 que le terme de

subordination va être proposé par L. et M. Lopicque), « dont la cause réside sans doute dans l'altération des neurones centripètes, cérébelleux et cordonnaires postérieurs, qui seuls sont touchés au début de la maladie de Friedreich ». Nous avons discuté également le rôle de la lésion pyramidale, spécialement au point de vue des modifications chronaxiques correspondant au signe de Babinski. Nous terminions en disant :

« En résumé, il est de règle dans la maladie de Friedreich, de trouver des réactions qualitatives normales dans des muscles présentant des chronaxies de dégénérescence. Il s'agit là d'une véritable formule que nous considérons actuellement comme assez caractéristique, mais non comme pathognomonique.

« L'avenir confirmera peut-être ces résultats, en même temps qu'il les intégrera sans doute dans une loi plus générale. »

Depuis cette date, une telle confirmation a pu être fréquemment acquise et la loi plus générale nous paraît être précisément l'altération de la subordination normale, altération qui nous semble ici atteindre le maximum. Ceci nous paraît logiquement devoir être attribué au fait qu'il n'est sans doute pas d'affection nerveuse, qui coupe à la fois autant de voies centripètes et centrifuges dans les racines postérieures, la moelle, le tronc cérébral et les systèmes cérébelleux et labyrinthiques.

G. Bourguignon a discuté nos résultats, et quant à leur amplitude et quant à leur interprétation. D'une part, il admet l'existence de variations de chronaxie dues à des troubles vaso-moteurs importants. Le fait existe, mais nous avons, à plusieurs reprises, répété les mesures après bain chaud et constaté que les chronaxies ne reprenaient nullement des valeurs normales. D'autre part, il admet que « la maladie de Friedreich a un syndrome chronaxique plus complexe. On y trouve, en effet, avec un syndrome chronaxique pyramidal aux membres inférieurs, un syndrome chronaxique aux membres supérieurs analogue à celui de la sclérose en plaques, mais modifié par l'association de lésions sensitives. Ce syndrome est caractérisé par l'augmentation de la chronaxie du court supinateur au lieu de la diminution de celle du rond pronateur qu'on trouve dans la sclérose en plaques. L'adiadococinésie est donc bien conditionnée dans les deux cas par la rupture de l'équilibre des chronaxies des pronateurs

et du court supinateur, mais la rupture de l'équilibre est réalisée par un mécanisme différent et caractéristique. »

En réalité, la distinction du mécanisme de l'adiadococinésie (sur lequel nous reviendrons à propos du cervelet) ne nous semble qu'un détail accessoire n'intéressant que le syndrome cérébelleux; ce détail ne nous paraît diminuer en rien l'intérêt des altérations chronaxiques dans la maladie de Friedreich, altérations souvent considérables dès le début de celle-ci.

V. Martinengo et F. Visintini (1934), sans connaître nos propres travaux, mais discutant ceux de G. Bourguignon, ont signalé à leur tour des altérations de la chronaxie de subordination, chez un frère et une sœur atteints de maladie de Friedreich.

Par ailleurs, l'intérêt de ce syndrome chronaxique nous avait paru d'autant plus réel, que nous l'avions retrouvé dans l'hérédotatarie cérébelleuse de Pierre Marie et dans la paraplégie spasmodique familiale de Strumpell-Lorrain. Ces constatations chronaxiques, s'ajoutant à d'autres arguments cliniques, anatomiques et pathogéniques, nous ont fait défendre ailleurs une synthèse de ces trois affections dans un seul cadre, pour lequel nous avons proposé le terme d'« Hérédodégénération spino-cérébelleuse ».

Par la suite, en 1933, avec H. Darré et P. Landowsky, nous avons fait des constatations chronaxiques analogues dans un cas de maladie de Roussy-Lévy et, pour d'autres raisons également, nous avons fait rentrer cette affection dans le cadre précédent.

A. Kreindler et M. Schachter (1933) ont trouvé, à leur tour, des altérations de la chronaxie de subordination dans une paraplégie spasmodique familiale, mais leur cas est très complexe par suite de l'existence d'autres hérédodégénération (pectorale, faciale).

Au point de vue sensitif, ajoutons que J. Stein a trouvé, dans la maladie de Friedreich, une augmentation des chronaxies cutanées des récepteurs du tact et de la douleur.

Terminons ce chapitre, en signalant que nous possédons plusieurs observations de syndromes nerveux à lésions multiples (en particulier d'origine syphilitique), simulant le tableau de la maladie de Friedreich, et dans lesquelles manquent les altérations chronaxiques décrites. Il y a là une contre-partie intéressante.

CHAPITRE V

SYSTÈME CÉRÉBELLEUX ET SUBORDINATION

N'insistons pas sur la nécessité d'étudier en bloc le cervelet et ses divers pédoncules.

A. — RECHERCHES CHEZ L'ANIMAL

Juché en dérivation, de toute évidence, sur le névraxe principal, le système cérébelleux apparaît, au point de vue embryologique, comme un organe tardivement individualisé. Marqué d'abord par un épaississement de la partie dorsale de ce qui deviendra la protubérance annulaire, il demeure réduit, chez les vertébrés inférieurs, à cet état de simple crête. Celle-ci se développe et se prolonge en deux lobes latéraux chez les vertébrés supérieurs, le vermis restant prédominant chez les oiseaux, les hémisphères cérébelleux le devenant, au contraire, chez les mammifères.

Ceci explique pourquoi les documents chronaxiques ne peuvent être fournis que par les espèces les plus élevées et pourquoi le pigeon ne pouvait pas ne pas occuper ici une place de choix.

EXPÉRIENCES CHEZ LE CHAT DE L. MEYERS (1915). — Dans la série considérable des recherches que les physiologistes ont consacrées au système cérébelleux, et pour lesquelles nous renvoyons aux monographies récentes de G. G. J. Rademaker, d'A. Rudéanu, de F. Bremer, le premier travail, dans lequel nous puissions rétrospectivement saisir une manifestation de subordination périphérique

d'origine cérébelleuse, est celui de L. Meyers (1915). Dans ce travail, en réalité assez touffu, figurent deux détails, incompris à l'époque mais qui sont maintenant très clairs à nos yeux. Ayant fait, chez le chat, différentes interventions sur le cervelet (et sur l'hémisphère cérébral), l'auteur constate, avec le galvanomètre branché sur le sciatique, qu'en cas de lésion unilatérale du cervelet, le nerf ipsilatéral devient négatif par rapport au nerf du côté sain. Quand nous aurons précisé, à la fin de la troisième partie de cet ouvrage, l'interprétation de la nature de la subordination d'après A. M. Monnier, nous verrons que cette diminution du potentiel du nerf du côté de la lésion signifie disparition d'une subordination exercée par le centre détruit (en l'occurrence le lobe latéral du cervelet).

Très confirmatif est d'ailleurs le second détail, à savoir que l'anesthésie ramène au même potentiel ces deux nerfs sciatiques; ceci suggère en effet que l'anesthésie a supprimé, à son tour, la subordination encore exercée sur le nerf du côté sain.

Cependant des mesures directes de variations chronaxiques peuvent seules être démonstratives.

EXPÉRIENCES CHEZ LE PIGEON DE A. RUDÉANU ET M. BONVALLET (1932). — Ces auteurs ont pratiqué des lésions cérébelleuses variées (lobe médian et lobe antérieur), soit des destructions aux ciseaux fins (10 cas), au thermocautère (1 cas), au galvanocautère (1 cas), soit des applications de cocaïne à 5 0/0 (7 cas). Ils ont comparé les chronaxies d'un couple d'antagonistes, extenseur-fléchisseur des doigts (électrode directement au contact de chaque branche de bifurcation du nerf sciatique), les mesures étant effectuées à l'état normal et, soit aussitôt après l'application de cocaïne, soit vingt-quatre à quarante-huit heures après la destruction mécanique.

Après destruction mécanique, les animaux ont présenté des troubles cérébelleux nets et une égalisation des chronaxies des muscles antagonistes des extrémités.

Après application de cocaïne, les animaux ont présenté, après cinq à vingt minutes, des troubles cérébelleux peut-être moins marqués et, dans cinq cas sur sept, la même égalisation des chronaxies des antagonistes.

Parallèlement, les mêmes auteurs ont constaté une altération des réactions à la posture que nous étudierons dans la partie consacrée à ce problème.

A. Rudéanu, dans sa thèse (1933), a ajouté les précisions suivantes : « Il est intéressant de remarquer que, pour une patte donnée, cette égalisation s'est toujours produite à un niveau supérieur au niveau de la chronaxie initiale la plus élevée, que cette chronaxie ait été celle de l'extenseur ou celle du fléchisseur. De plus, si on considère les deux pattes d'un même animal, on remarquera que chez tous les pigeons, après ablation ou application de poison, l'égalisation s'est produite à un chiffre presque identique pour les deux pattes. Or, avant toute lésion du cervelet, ces chronaxies étaient la plupart du temps assez différentes en passant d'une patte à l'autre ; il y avait bien rapport voisin de 1 à 2 entre les antagonistes, mais d'un côté l'extenseur pouvait être plus grand que le fléchisseur, tandis que de l'autre côté c'était le fléchisseur qui était plus grand ; ou bien encore un des deux muscles avait la chronaxie la plus grande des deux côtés. Mais les valeurs absolues des capacités chronaxiques différaient en général assez en passant d'une patte à l'autre (1).

« Or, après lésion, les quatre valeurs obtenues sur les muscles des deux côtés étaient en général identiques ou ne différaient entre elles que d'une quantité vraiment négligeable. Ne pourrait-on pas faire un rapprochement entre cette élévation des chronaxies de tous les antagonistes et les troubles de la tonicité qu'on remarque dans les lésions cérébelleuses ? »

EXPÉRIENCES CHEZ LE CHIEN DE O. SAGER ET A. KREINDLER (*Congrès de Bucarest, 1936*). — Six mois après décérébellation totale, les auteurs ont constaté, au point de vue de la subordination périphérique, une baisse globale des chronaxies des nerfs et des muscles avec tendance à l'égalisation des antagonistes, l'isochronisme neuro-musculaire restant parfait. Ces faits expliqueraient l'exagération des réactions de soutien extéro et proprioceptives de ces animaux, ainsi que certains phénomènes dénotant une réflexivité augmentée.

Au point de vue de la subordination médullaire, les réflexes ipsilatéraux de flexion et contralatéraux d'extension ont montré que les temps de sommation varient en sens inverse de celui observé chez le chien spinal, de même que les chronaxies des neurones médullaires intercalaires.

(1) Nous ferons remarquer, personnellement, que cette constatation mériterait peut-être d'être précisée, en particulier dans le sens d'une orientation vers un caractère de droitier ou de gaucher, selon la conception de H. H. Jasper.

B. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME

G. Bourguignon a donné, en 1933, avec D. Bennati dans la *Revista medica latino-americana*, son exposé le plus complet de sa conception de l'influence subordinatrice (qu'il appelle répercussion du cervelet). Voici ce texte où figure à nouveau la pensée de G. Bourguignon sur la maladie de Friedreich.

« RÉPERCUSSION D'ORIGINE CÉRÉBELLEUSE. — L'action propre des centres cérébelleux est beaucoup plus difficile à connaître que celle des centres précédents, parce que les lésions cérébelleuses sont rarement pures. Cependant, l'un de nous a eu l'occasion d'étudier un cas de syndrome cérébelleux pur d'origine infectieuse.

« La comparaison de ce cas avec, d'une part des scléroses en plaques, d'autre part des maladies de Friedreich, lui a permis de préciser l'action des centres cérébelleux sur quelques chronaxies périphériques.

« Des faits étudiés jusqu'à présent, il ressort les quelques éléments suivants, très simples, mais très caractéristiques :

« 1° Au membre supérieur, les modifications de chronaxie portent, non pas sur les fléchisseurs et les extenseurs dans tout le membre supérieur, comme dans les lésions pyramidales, mais exclusivement sur le rapport de la chronaxie du court supinateur et des pronateurs.

« Dans le cas de syndrome cérébelleux pur et dans les cas de sclérose en plaques, les deux chronaxies du court supinateur restent normales, tandis que la chronaxie du rond pronateur diminue : ces modifications n'existent que quand il y a de l'adiadococinésie. La diminution va de la moitié au tiers de la normale et elle est d'autant plus grande que l'adiadococinésie est plus développée. L'adiadococinésie apparaît donc comme l'expression clinique de la rupture d'équilibre des chronaxies du court supinateur et des pronateurs, comme le signe de Babinski est l'expression clinique de l'isochronisme sensitivo-moteur anormal des nerfs sensitifs plantaires et des extenseurs.

« De même que cet isochronisme anormal peut être réalisé par différents mécanismes, de même la rupture d'équilibre des pronateurs

et des supinateurs peut se réaliser de différentes manières, chacune d'elles étant, comme pour le signe de Babinski, caractéristique des neurones en jeu.

« L'adiadococinésie se rencontre dans la maladie de Friedreich avec un mécanisme opposé à celui que nous venons de décrire dans les syndromes cérébelleux purs et les scléroses en plaques.

« Dans la maladie de Friedreich, en effet, ce ne sont plus les pronateurs dont la chronaxie varie. La chronaxie des pronateurs reste normale, mais les deux chronaxies du court supinateur augmentent et atteignent le double de la normale : comme dans le premier cas, il n'y a donc plus de chronaxie du court supinateur égale à celle du pronateur.

« Tous les cas de maladie de Friedreich avec adiadococinésie examinés jusqu'ici ont toujours présenté ce deuxième mode de variation de la chronaxie.

« La raison probable de la différence entre cette affection et les syndromes cérébelleux purs et les scléroses en plaques doit être l'association des lésions des neurones sensitifs périphériques, qui font défaut dans les deux affections précédentes. L'action de l'association de la lésion cérébelleuse avec une lésion pyramidale ne peut être invoquée, puisque, dans la sclérose en plaques, cette association est la règle et que l'adjonction de la lésion pyramidale dans cette maladie ne modifie pas l'action des centres cérébelleux lésés isolément.

« 2° D'une manière constante, les lésions cérébelleuses, pures ou associées comme dans la sclérose en plaques et la maladie de Friedreich, augmentent la chronaxie du nerf vestibulaire. La chronaxie de ce nerf passe de 15 τ à 22 τ , qui est la valeur normale, à 43 τ à 60 τ , soit 3 à 4 fois la normale, suivant la valeur normale de chaque sujet.

« Il semble donc que les vertiges et les troubles de l'équilibre d'origine cérébelleuse se produisent par l'intermédiaire du labyrinthe.

« Il resterait à étudier de la même manière la dysmétrie et le tremblement intentionnel : les muscles en jeu dans ces troubles n'ont pas encore été étudiés au point de vue des modifications de leurs chronaxies dans les lésions cérébelleuses pures ou associées : ce sera l'œuvre de l'avenir. »

D'autres auteurs ont fait des constatations différentes dans les lésions cérébelleuses humaines.

H. Altenburger, en 1930, dans un très important travail, considère

comme loi générale (vérifiée par lui chez dix cérébelleux), une baisse constante des chronaxies, avec disparition de toute différenciation pour les antagonistes. Empruntons-lui les chiffres suivants, qui concernent un syndrome du noyau dentelé et du pédoncule cérébelleux supérieur :

Biceps	0°01
Triceps (vaste externe)	0°01
Extenseur commun des doigts	0°01
Fléchisseur commun des doigts	0°01
Vaste externe	0°01
Biceps fémoral	0°05
Long péronier latéral	0°05
Jumeau	0°08

Il précise, d'autre part, les faits particuliers suivants :

Dans les cas où l'ataxie disparut, les chronaxies reprirent leurs valeurs normales ; la liaison entre les deux phénomènes paraît donc probable. Le fait fut très net chez un sujet ayant subi une hémie-extirpation gauche du cervelet ; les troubles cliniques et chronaxiques étaient très nets après trois mois ; ils avaient parallèlement disparu après six mois.

Cependant, en 1932, il admet la possibilité d'exceptions (1).

D. A. Markow (1932) fournit peut-être une explication à ces exceptions, en distinguant deux stades évolutifs dans les lésions cérébelleuses.

Dans les cas récents (« *in frischen Fällen* ») il y a égalisation, ou mieux nivellement complet (« *völliger Nivellierung* »), entre les groupes musculaires aussi bien distaux que proximaux et antérieurs que postérieurs. Il y aurait d'abord allongement des chronaxies des fléchisseurs jusqu'aux valeurs des chronaxies des extenseurs ; ensuite se produirait un raccourcissement marqué dans les deux groupes ; ultérieurement les chronaxies peuvent récupérer leurs valeurs normales.

*
* *

Au total, chez l'animal comme chez l'homme, une lésion cérébelleuse semble altérer la subordination motrice périphérique et pro-

(1) « Eine Gesetzmäßigkeit besteht aber auch hier nicht ».

duire une égalisation des chronaxies des muscles antagonistes, chez le pigeon à un niveau supérieur, chez le chien et chez l'homme à un niveau inférieur à la normale ; ces dernières constatations exigent des recherches comparatives chez différents animaux.

Par ailleurs, les résultats précédents fournissent un des meilleurs exemples de relation entre l'incoordination motrice et la dédifférenciation chronaxique des antagonistes.

Remarquons, en terminant, qu'ici également nous restons dans l'impossibilité d'ouvrir le chapitre de la subordination sur le cer-velet.

CHAPITRE VI

SYSTÈME LABYRINTHIQUE ET SUBORDINATION

Quelques notions importantes semblent déjà acquises en ce qui concerne le système labyrinthique. Par contre, toute tentative de dissociation entre ce qui regarde le labyrinthe proprement dit et les voies labyrinthiques centrales, apparaît encore prématurée. Ajoutons que, par simplification, nous ferons suivre ce chapitre d'un bref aperçu concernant le domaine si proche des réflexes toniques profonds du cou.

Remarquons encore que nous n'aurons pratiquement à envisager que le problème de la subordination par le système labyrinthique. Quelques documents pathologiques laisseront soupçonner l'existence d'une subordination en sens contraire, mais rien ne permet encore d'en aborder les modalités.

A. — RECHERCHES CHEZ L'ANIMAL

EXPÉRIENCES DE M. BONVALLET ET A. RUDÉANU CHEZ LE PIGEON (1933). — Ces auteurs ont pratiqué, à la pince et aux ciseaux, des destructions bilatérales ou unilatérales des trois canaux semi-circulaires et ont mesuré les chronaxies des muscles extenseurs et fléchisseurs des doigts, par excitation successive directe des deux branches du nerf sciatique.

Ils distinguent trois groupes de résultats :

Après destruction bilatérale simultanée, les mesures prises dans les vingt-quatre heures (7 cas) ont montré que « *durant les troubles labyrinthiques marqués qui suivent les destructions bilatérales et simultanées des canaux, les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs sont égalisées...* ».

Les mêmes mesures, prises après sept semaines (3 cas), ont montré que : « *les rapports des chronaxies des antagonistes avaient des valeurs analogues à celles observées sur l'animal intact* ».

Après destruction unilatérale (toujours droite), les résultats sont très variables, aussi bien au point de vue du comportement qu'au point de vue des mesures. Ces dernières ont donné : deux cas d'égalisation sur les deux pattes, trois cas d'égalisation sur la patte droite, un cas d'égalisation sur la patte gauche, quatre cas de persistance du rapport normal (nous négligeons quatre cas douteux avec mesures incomplètes).

Après destruction bilatérale, mais en deux temps, l'animal ayant paru redevenir normal après un premier intervalle de deux à trois semaines (3 cas), le résultat final a été exactement comparable à celui d'une destruction bilatérale simultanée.

M. Bonvallet, dans sa thèse (1935), conclut ainsi :

« Ces expériences mettent donc en évidence que, chez le pigeon, les canaux semi-circulaires font partie des organes périphériques dont les influx centripètes agissent sur les centres pour intervenir dans la régulation des phénomènes de subordination, et dont le bon fonctionnement est, à l'état normal, nécessaire pour maintenir dans le rapport de 1 à 2 les chronaxies des antagonistes. Si ces influx centripètes sont perturbés on observe immédiatement un bouleversement des chronaxies, puis au cours des jours suivants, le bouleversement cesse et les centres deviennent capables d'assurer la régulation des chronaxies en l'absence de ces influx. »

EXPÉRIENCE DE LABYRINTHECTOMIE UNILATÉRALE DE G. MARINESCO, O. SAGER ET A. KREINDLER, CHEZ LE CHAT (1933). — Dans l'unique expérience effectuée par ces auteurs, ils ont constaté, aussitôt après l'opération, une baisse de la chronaxie de l'extenseur ipsilatéral, alors que la chronaxie du fléchisseur reste inchangée ; du côté opposé, la chronaxie de l'extenseur s'élève longuement (d'où croisement entre les courbes des deux côtés). Après quatre semaines tout est redevenu normal.

EXPÉRIENCES DE A. RUDÉANU CHEZ LA GRENOUILLE (1935). — A. Rudéanu a étudié les chronaxies du tibial et du gastrocnémien de la grenouille lors de destruction uni ou bilatérale des canaux semi-circulaires, par voie mécanique (ouverture de la voûte du rocher), ou chimique (chlorhydrate de cocaïne à 5 0/0 selon la technique de R. Thauer et G. Peters).

La *suppression bilatérale* (mécanique dans cinq cas, chimique dans dix cas) a amené une égalisation des chronaxies des antagonistes des deux côtés, dans treize cas au niveau de la chronaxie initiale la plus grande, dans deux cas à un niveau intermédiaire. Dans les cas de cocaïnisation, le trouble apparaissait en cinq à dix minutes et disparaissait après une heure (en passant une fois sur deux par un stade d'entrecroisement des chronaxies initiales).

La *suppression unilatérale* (mécanique dans sept cas et chimique dans onze cas), qui détermine une asymétrie de la posture, a constamment entraîné une égalisation du côté opposé à la lésion, au niveau de la chronaxie initiale la plus élevée dans quatorze cas, et à un niveau intermédiaire dans quatre cas. Du côté de la lésion, deux grenouilles seulement montrèrent un renversement du rapport des chronaxies des antagonistes. Avec la cocaïne, lors du retour à la normale, une inversion du même rapport se produisit, mais du côté opposé.

Au total, dans ces trois séries d'expériences chez l'animal, l'influence subordinatrice du système labyrinthique apparaît hors de doute, mais les modalités semblent varier selon l'espèce examinée.

B. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME

RECHERCHES CHEZ L'HOMME NORMAL DE H. ALTENBURGER ET H. G. WOLFF (1932). — Ces auteurs ont pu apporter une série de mesures très concordantes, recueillies chez vingt-cinq sujets normaux.

Ils ont étudié les variations des chronaxies de différents couples musculaires antagonistes sous l'influence de diverses excitations labyrinthiques (calorique et rotatoire).

Lors de l'épreuve calorique à l'eau froide [passage de 600 centimètres cubes d'eau à 13°, en 1 à 2 minutes (1)], ils constatent dans

(1) Il convient de souligner l'intensité, pour ne pas dire la brutalité, d'une telle excitation qui n'a, certes, plus rien de physiologique.

le groupe extenseur-fléchisseur des doigts, une baisse de plus de moitié dans l'extenseur contralatéral ; au contraire la chronaxie du fléchisseurs reste inchangée des deux côtés.

Le résultat est identique dans d'autres couples extenseurs-fléchisseurs (triceps et biceps, jambier antérieur et jumeau).

Dans un groupe abducteur-adducteur (deltoïde et pectoral), seule la chronaxie de l'abducteur baisse des deux côtés.

La même épreuve, faite avec de l'eau à 40°, donne des résultats comparables.

Il en est de même de l'épreuve rotatoire, mais ici la variation est peut-être plus légère.

Les auteurs concluent que ce comportement de la chronaxie motrice, après excitation vestibulaire, confirme la théorie d'Ewald. Il y a réellement action directe sur la musculature du corps, action portant essentiellement sur les extenseurs et les abducteurs ; cette action est bilatérale.

Discutant ensuite des voies correspondantes, ils éliminent toute participation végétative et concluent au rôle des fibres vestibulospinales destinées aux cornes antérieures de la moelle. Ils ont pu examiner, en effet, deux sujets, chez lesquels O. Færster avait pratiqué une cordotomie antéro-latérale ; dans ces deux cas les épreuves précédentes n'entraînaient plus les modifications chronaxiques correspondantes.

Enumérons maintenant une série de documents pathologiques n'ayant pas le même intérêt, parce que très disparates.

RÉSULTATS DE O. SAGER ET A. KREINDLER DANS L'HÉMIPLÉGIE (1932). — Chez un sujet de 18 ans, hémiplegique depuis 2 ans après encéphalite infectieuse, ils ont étudié l'influence des réflexes labyrinthiques et ont décelé, du côté de l'hémiplegie, des modifications chronaxiques des couples triceps-biceps et extenseur-fléchisseur des doigts, selon que le sujet était debout ou couché sur le ventre ou le dos.

Ils ont étudié, chez le même sujet, l'influence des réflexes toniques profonds du cou ; nous en parlerons à la fin de ce chapitre.

ALTÉRATIONS PATHOLOGIQUES DE LA CHRONAXIE VESTIBULAIRE. — De nombreuses modifications de ce genre ont été signalées.

G. Bourguignon en a cité plusieurs exemples, à différentes occa-

sions, en particulier dans la thèse récente de D. Mayersohn (1935).

Dans l'*encéphalite épidémique*, l'augmentation est de règle chez les parkinsoniens post-encéphaliques.

Dans la *catatonie*, l'altération est très nette mais se fait soit dans le sens de la diminution (172) soit dans celui de l'augmentation (925).

Dans l'*hystérie*, la chronaxie vestibulaire est toujours modifiée, et généralement dans le sens d'une augmentation ; les chiffres présentent des oscillations parallèles à l'évolution du tableau clinique.

Dans les *lésions du système cochléo-vestibulaire*, la chronaxie augmenterait d'autant plus que la lésion serait plus centrale (sauf en cas de troubles vaso-moteurs). Ainsi la chronaxie vestibulaire serait plus élevée en cas de névrite de la VIII^e paire qu'en cas d'irritation labyrinthique. De plus, la lésion d'un labyrinthe ou d'un nerf auditif d'un côté se répercute sur l'élément du côté sain dont l'excitation détermine l'inclinaison du côté du labyrinthe lésé.

Enfin, au point de vue de la *surdi-mutité*, la chronaxie vestibulaire permet de distinguer facilement les vrais sourds-muets (intelligents) qui ne présentent qu'une légère augmentation de la chronaxie vestibulaire, augmentation en rapport avec le degré des lésions labyrinthiques, et les faux sourds-muets (arriérés à oreilles normales), dont la chronaxie vestibulaire est considérablement augmentée.

E. Altenburger (1932) a cherché, chez les *traumatisés du crâne*, si certains des troubles accusés ne correspondaient pas à des modifications de la chronaxie vestibulaire ; aucune relation nette ne semble pouvoir être établie.

A. Kreindler (1932), comparant les chronaxies prises pour le déplacement de la tête et pour la sensation de vertige, a noté, dans le *spasme de torsion*, une variation nulle pour la seconde, mais importante pour la première (augmentation du côté de la rotation de la tête).

De même, dans trois cas de *crises oculogyres post-encéphalitiques*, il trouve une augmentation nette entre les crises et une asymétrie marquée pendant celles-ci.

G. Marinesco et A. Kreindler (1933), comparant les chronaxies des réflexes vestibulo-spinal et vestibulo-végétatif, ont rencontré dans deux cas de *neurinome de la VIII^e paire*, une modification portant exclusivement sur les chronaxies ; dans trois cas de *sclérose en plaques*, il y avait changement des temps de sommation ; dans l'*épilep-*

sie, enfin, il y aurait à la fois altérations des chronaxies et des temps de sommation.

RÉFLEXES TONIQUES PROFONDS DU COU

Mentionnons, en annexe, les réflexes toniques profonds du cou.

Nous avons déjà vu, à propos de *la rigidité par décérébration*, que St. Draganesco, O. Sager et A. Kreindler (1929) dans un cas de phénomène de Magnus et de Kleyn secondaire à une hydrocéphalie, avaient constaté que le muscle qui se contracte devient hyperexcitable, alors que la chronaxie de muscle qui se relâche ne change pas.

O. Sager et A. Kreindler (1932), chez l'hémiplégique mentionné quelques pages plus haut, ont observé, malgré l'absence du phénomène de Magnus et de Kleyn, que la mise en jeu des réflexes toniques profonds du cou, entraînaient des modifications chronaxiques indiscutables.

M. Kroll, D. A. Markow et N. Kantor (1932) ont constaté un fait analogue, mais chez l'homme normal. L'épreuve de Magnus et de Kleyn, qui n'entraîne pas de modifications toniques appréciables (malgré l'affirmation contraire de Goldstein), change les chronaxies des muscles antagonistes de la façon suivante :

		De face —	Menton à droite —	Menton à gauche —
Côté droit	{ Biceps . .	0°09	0°09	
	{ Triceps. .	0°21	0°10	
Côté gauche	{ Biceps . .	0°10		0°12
	{ Triceps. .	0°25		0°18

Par conséquent, la chronaxie de l'extenseur du côté vers lequel le menton est tourné présente une baisse de chronaxie.

Ces auteurs ont trouvé une modification comparable, pour le triiceps et non pour le biceps, dans l'épreuve de la *Stützreaktion*.

De ces documents humains, on peut rapprocher les constatations suivantes.

EXPERIENCES DE ST. WEISZ, CHEZ LE LAPIN, SUR LES REFLEXES TONIQUES PROFONDS DU COU (1929). — St. Weisz a étudié, chez le lapin, au point de vue chronaxique, le phénomène de Magnus et de Kleyn, qui n'est pas masqué chez cet animal comme chez l'homme à l'état normal.

Les mesures faites sur les muscles fléchisseur-extenseur d'une patte antérieure donnèrent, par rapport à la direction du menton, les résultats suivants :

	DE FACE	MENTON A GAUCHE	MENTON A DROITE	DE FACE
Extenseur. . . .	0 σ 40	0 σ 275	0 σ 40	0 σ 40
Fléchisseur . . .	0 σ 35	0 σ 31	0 σ 38	0 σ 35

Il en résulte que le déclenchement des réflexes profonds du cou entraîne une baisse de moitié de la chronaxie de l'extenseur correspondant, alors que celle du fléchisseur ne varie pratiquement pas.

L'analogie est donc nette avec la constatation précédente.

CHAPITRE VII

VISION ET SUBORDINATION

L'ensemble des voies visuelles joue un rôle très particulier au point de vue de la subordination. Une revue générale très succincte des documents recueillis jusqu'en 1932 a été publiée par A. Links, dans le *Zentralblatt für die gesamte Ophthalmologie*; d'assez nombreux faits ont été acquis par la suite.

Dans ce domaine, nous pouvons tenter à nouveau de distinguer deux groupes de faits.

SUBORDINATION PAR LA VISION

Toute une série de constatations implique la certitude que l'activité visuelle modifie certaines excitabilités.

A. — EXPÉRIENCES CHEZ L'ANIMAL

EXPÉRIENCES DE J. D. ACHELIS, CHEZ LA GRENOUILLE (1928). — La première notion de ce genre a été acquise, dans des conditions très spéciales, par J. D. Achelis; elle figure, en quelque sorte incidemment, au milieu d'un ensemble de recherches très important mais assez touffu. Le physiologiste de Leipzig s'était demandé si le nerf périphérique, considéré comme un simple conducteur passif, ne participait pas directement aux changements d'excitabilité du système nerveux central (1). L'auteur posait donc, au fond, tout le problème

(1) Voici le texte intégral du passage correspondant :

« Der periphere Nerv wird heute meist als reiner Leiter von Erregungen betrachtet, während alle Regulierungen, Tonusveränderungen, Hemmungen und

de la subordination au sens même de l'expérience princeps de M. Lapicque (1), et c'est précisément parce que cette dernière avait attiré l'attention sur la région des lobes optiques que J. D. Achelis se demande si la vision n'intervient pas. Avant d'étudier les recherches de cet auteur sur le nerf optique, il faut encore faire remarquer qu'il emploiera bien le dispositif expérimental de mesure de L. Lapicque, mais qu'il substituera à la chronaxie un *Kennzeit* qui n'est plus la chronaxie (ce *Kennzeit* est la chronaxie pour la première mesure de rhéobase, mais cessera de l'être par la suite, la même rhéobase étant toujours conservée); néanmoins les variations de ce *Kennzeit* laissent supposer des variations de la chronaxie, mais elles n'en donnent ni la mesure, ni même (ce qui est plus grave) le sens (2).

Dans ces conditions, la réponse à la question posée va être d'abord positive pour le nerf moteur, lors des expériences *in situ*, et J. D. Achelis considérera ce changement d'excitabilité comme une *Umstimmung* (3) au sens de Hering (ce qu'on peut traduire comme « un changement d'accord » ou simplement une métachronose).

Ayant repris, tout d'abord, l'expérience de M. Lapicque, en opérant par décapitation, il trouve que le *Kennzeit* du sciatique baisse d'un tiers :

Moyenne de 30 mesures :

Avant décapitation	0,032 μ F.
Après décapitation	0,020 μ F.

Enthemmungen ins Zentralorgan, in die Ganglienzellen allein verlegt werden. Es ist die Frage, ob das wirklich so ist, oder ob etwa der periphere Nerv an den Veränderungen der zentralen Erregbarkeit teilnimmt. Es wäre dann denkbar, dass das übliche Nerv-Muskelpräparat durch die Abtrennung vom Zentrum die Konstanz der Erregbarkeit des peripheren Nerven erst herstellt, *in situ* aber der Nerv ein weitgehend variables Gebilde darstellt. »

« D'ordinaire, on considère aujourd'hui le nerf périphérique comme un pur conducteur d'excitations, alors que tout ce qui est régulation, changement de tonus, inhibition et désinhibition est attribué à l'organe central, aux cellules nucléaires. La question est de savoir s'il en est réellement ainsi, ou si le nerf périphérique ne participe pas, par hasard, aux changements de l'excitabilité centrale. On comprendrait dans ce cas que la préparation nerf-muscle habituelle, après séparation des centres, extériorise la constance de l'excitabilité du nerf périphérique, alors qu'*in situ* le nerf présente un aspect variable. »

(1) Il peut être intéressant de noter, pour suivre la pensée de l'auteur, que L. et M. Lapicque ne formaient à cette époque, dans son esprit, qu'un seul chercheur.

(2) L. Lapicque a démontré depuis longtemps, sans l'avoir encore publié, comment l'on pouvait saisir le mécanisme de ce changement de sens (Voir la note de la page 325).

(3) Au sens strict (pour un instrument de musique) « changement de ton. »

Puisque la hauteur de la section est indifférente jusqu'au niveau des lobes optiques (en avant ou en arrière de ceux-ci), J. D. Achelis pense que le facteur responsable n'est pas cérébral, mais réside dans la disparition de la vision. Il pratique alors une section des deux nerfs optiques (par la cavité buccale), immédiatement en arrière du bulbe oculaire. Après une latence de cinq à quinze minutes, il voit l'excitabilité du sciatique varier de la même manière que précédemment : pratiquée à ce moment la décapitation devient indifférente :

Moyenne de 10 mesures :

Valeur initiale.	0,023 μ F.
Après section des nerfs optiques . . .	0,016 μ F.
Après décapitation	0,017 μ F.

Aucune expérience ne s'avère négative. Il lui semble donc bien que c'est la fonction oculaire qui règle l'excitabilité périphérique.

Il tente alors de remplacer la cécité par la simple obscuration. Or, ici, les résultats vont s'avérer variables :

Une obscuration passagère, comme un éclaircissement passager, n'entraîne aucune modification de l'excitabilité, et cependant la section du nerf optique ou la décapitation gardent leur efficacité.

Au contraire, une obscuration prolongée (plusieurs heures) et maintenue pendant l'intervention grâce à un capuchon bien serré, suffit à modifier l'excitabilité, car, à ce moment, la section optique s'avère à son tour dépourvue d'influence.

Ceci amène J. D. Achelis aux premières conclusions suivantes :

Tout d'abord, il faut respecter la précaution préalable de maintenir constamment les grenouilles bien éclairées pendant les heures précédant les expériences.

D'autre part, la vision, après un éclaircissement suffisamment long, exerce une influence tonique. Enfin, c'est dans la cécité et non dans le cerveau qu'il faut chercher le facteur qui modifiait l'excitabilité périphérique dans l'expérience de M. Lapicque.

A titre complémentaire, J. D. Achelis discute certaines causes d'erreur éventuelles, telle une influence sensitive cutanée (liens serrant la grenouille) ; il considère qu'un tel facteur ne pourrait entraîner qu'une modification transitoire de l'excitabilité, alors que celle produite par la cécité est durable.

De plus (dans un cas), après la décapitation, il a excité méca-

niquement la surface de la section nerveuse et constaté que, pendant la durée de cette excitation, le sciatique a repris sa valeur initiale, « si bien qu'on pouvait pour un court moment remplacer l'influence de la vision par l'excitation de la surface de section » (1).

Enfin les sections unilatérales du nerf optique influencent nettement, dans un sens qu'il considère comme celui de l'hyperexcitabilité, le sciatique opposé, mais la vision monoculaire conservée garde sans doute son influence.

J. D. Achelis poursuit son analyse du phénomène. Il ne s'attarde malheureusement pas au problème de l'excitabilité du nerf en connexion avec ses cellules nucléaires (« *Ganglienzellen* »), car la simple section du sciatique, à la sortie du bassin, lui donne des résultats discordants (sur douze animaux, cinq présentaient de l'hyperexcitabilité, deux de l'hypoexcitabilité et cinq une absence de variation). Il s'interdit toute conclusion sur ce point.

Beaucoup plus intéressantes seront ses constatations sur les rapports de l'excitabilité du sciatique et du sympathique.

Il pratique d'abord la mise à nu de la chaîne sympathique par résection du coccyx (technique de Schilt), puis la décapitation, et il excite alors la chaîne sympathique pendant une minute (avec des interruptions). Il obtient les résultats suivants (excitation du sympathique droit) :

	SCIATIQUE DROIT (2)	SCIATIQUE GAUCHE (2)
Avant l'excitation	0,026	0,026
Après l'excitation	0,022	0,024
Dix minutes plus tard . . .	0,024	0,026
Après nouvelle excitation .	0,017	0,025
(2) « Kennzeit » en μF .		

L'excitation du sympathique, chez la grenouille décapitée, entraîne donc un changement (que J. D. Achelis interprète comme

(1) « dasz man also für kurze Zeit die Augenwirkung durch die Querschnittreizung ersetzen konnte ».

une hyperexcitabilité) du sciatique ipsilatéral ; le phénomène diffuse légèrement du côté opposé.

Sur vingt-trois expériences, trois seulement sont négatives et vingt sont positives (cinq ne montrent, en réalité, qu'une baisse marquée de la rhéobase et la variation du chiffre des micro-farads reste légère).

Il pratique ensuite, chez une grenouille normale, une section unilatérale des rami-sympathiques et il constate que cette section entraîne une action inverse (interprétée comme une hyperexcitabilité) sur le sciatique.

Ainsi (section des rami droits) :

	SCIATIQUE DROIT	SCIATIQUE GAUCHE
Avant	0,040	0,041
Après	0,033	0,043

Il termine alors en pratiquant la décapitation après la sympathicotomie et, ainsi, l'animal précédent acquiert finalement les valeurs suivantes :

	SCIATIQUE DROIT	SCIATIQUE GAUCHE
Après décapitation.	0,047	0,026

Par conséquent, le côté gauche (non opéré) montre simplement l'effet habituel de la décapitation.

Au contraire le côté droit (opéré) tend à reprendre sa valeur d'avant la sympathicotomie.

En résumé, l'influence de la cécité est liée en partie, à l'activité de la chaîne sympathique. Discutant l'ensemble de ces résultats, et après de longues considérations sur les phénomènes de *Hemmung* et de *Enthemmung*, J. D. Achelis conclut que l'organe que la décapitation « déconnecte » (« *Ausschaltung* ») est le sympathique. C'est grâce à l'éclairement prolongé de l'œil, que le sympathique exerce une influence *tonique* sur le neurone moteur périphérique, influence latente à l'état normal, mais se dévoilant chez la grenouille décapiti-

tée. D'autre part, les centres supérieurs exercent une influence antagoniste, comme le prouve la décapitation après la sympathicotomie.

Au total, chez la grenouille éclairée, le neurone moteur périphérique est soumis à une double influence antagoniste. D'ailleurs l'excitation du névraxe sectionné d'une part et du sympathique d'autre part, inversent les effets précédents. Ceci laisse entrevoir le rôle du cerveau intermédiaire : rôle de réception pour la vision et rôle de contrôle sur le système autonome.

Il souligne, de plus, que cette modification d'excitabilité du sciatique ne saurait correspondre à un phénomène musculaire (loi du tout ou rien), ni à un phénomène vaso-moteur (expérience chez la grenouille exsangue), ni à un phénomène de dégénération (beaucoup plus tardif).

J. D. Achelis termine sur cette remarque, que tous ces phénomènes qui se jouent dans les centres, fournissent évidemment une base pour la connaissance de la « *Plastizität* » du système nerveux.

Nous avons tenu à donner d'un bloc cet ensemble de recherches de J. D. Achelis sur le nerf périphérique moteur, recherches auxquelles beaucoup d'auteurs ont accordé une importance considérable. Plusieurs remarques nous paraissent indispensables :

D'une part, tout l'ensemble s'inspire directement des travaux antérieurs de L. et M. Lapicque, sauf par le « *Kennzeit* » qui enlève toute valeur aux chiffres de microfarads et ne laisse même pas subsister le sens des variations.

D'autre part, J. D. Achelis a commis une erreur, en considérant implicitement qu'il n'y avait qu'une seule subordination, une seule « *Umstimmung* », sur le sciatique. Constatant que la section du névraxe au milieu des lobes optiques, ou celle des deux nerfs optiques, donnent le même résultat, il passe sans discussion de l'une à l'autre. En réalité, nous n'avons plus besoin d'expliquer longuement que maints facteurs peuvent faire varier la subordination motrice périphérique, en particulier par l'intermédiaire d'une action sur le plancher du mésencéphale. J. D. Achelis a simplement montré que la vision (après éclaircissement prolongé) est un de ceux-là, et c'est pourquoi nous avons préféré mettre dans le chapitre de la vision l'exposé de ce travail, qui eut pu être placé également, soit bien avant, après l'expérience princeps de M. Lapicque, soit plus loin, dans la partie consacrée au système sympathique.

L'essentiel, à nos yeux, de ce travail de J. D. Achelis, est de nous révéler le premier exemple d'une *subordination par la vision*.

MESURES DE H. ROSENBERG ET O. SAGER, AVEC L'OSCILLOGRAPHE CATHODIQUE (1931). — Ces auteurs ont vérifié les expériences de M. Lapique et de J. D. Achelis, en enregistrant, avec l'oscillographe cathodique, la vitesse de transmission du courant d'action dans le nerf sciatique de la grenouille, avant et après section des lobes optiques. Chez les animaux soumis à l'éclairement, ils ont trouvé, dans un peu moins de la moitié des cas, une élévation de la vitesse de transmission de 9 0/0 au-dessus de la moyenne.

EXPÉRIENCES DE H. SCHRIEVER SUR LA MOELLE (1930). — Cet auteur a constaté, qu'au point de vue de la subordination médullaire, la suppression des excitations lumineuses par section des nerfs optiques, entraîne chez la grenouille des modifications nettes.

EXPÉRIENCES DE A. RIZZOLO SUR LE CORTEX DU CHIEN (1928). — A. Rizzolo avait fait des constatations que l'on peut rapprocher de celles de J. D. Achelis.

Mesurant la chronaxie du point moteur cortical du clignement, il constate une élévation (jusqu'au double), si les yeux sont soumis à l'obscurité pendant un certain temps ; si l'obscurité est unilatérale, l'élévation est encore bilatérale mais plus marquée sur le cortex correspondant à l'œil obturé.

Il précise, d'autre part, qu'une heure d'obscurité pour un œil entraîne une diminution de cette chronaxie corticale, alors que vingt-quatre heures d'obscurité produisent une augmentation.

Enfin, si l'œil passe brusquement de l'obscurité à une forte illumination, la chronaxie corticale diminue puis augmente (au point de doubler si l'on prolonge l'illumination).

B. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME

Trois travaux nous paraissent à mentionner à ce point de vue :

RECHERCHES DE W. TRABITZSCH SUR L'EXCITABILITÉ MUSCULAIRE (1930). — Cet auteur a mesuré la chronaxie du fléchisseur profond des doigts, pendant l'éclairement et pendant l'obscurité des yeux.

Il constate, pendant l'adaptation à la lumière et à l'obscurité, que les modifications sont très fréquentes quoique non constantes; une excitation auditive aiguë, expérimentée parallèlement, n'a donné lieu à aucun changement.

M. A. Marschak (1935), admet que les chronaxies motrices et sensitives sont plus faibles pendant l'éclairement que pendant l'obscuration.

RECHERCHES DE G. BOURGUIGNON ET M. MONNIER SUR L'INFLUENCE DES ÉCLAIRAGES COLORÉS DANS LES TORTICOLIS SPASMODIQUES (1936). — Chez les sujets atteints de torticolis spasmodique, la vision à travers des verres rouges augmente le spasme, la vision à travers des verres verts le diminue.

Parailleurs, pour G. Bourguignon, dans les torticolis spasmodiques, les chronaxies du sterno-cléido-mastoidien et du trapèze cervical sont normales du côté spasmé; mais augmentées du côté opposé; G. Bourguignon voit dans cette rupture d'équilibre le mécanisme chronaxique du torticolis spasmodique.

Ces deux auteurs ont étudié les trapèzes cervicaux droit et gauche d'un malade, au cours de la vision colorée.

Avec les verres verts, ils constatent, lors de la détente du spasme, le retour à l'égalité des chronaxies des deux trapèzes (par variation portant aussi bien sur le muscle spasmé que sur le muscle symétrique):

	AVANT	PENDANT	APRÈS
Trapèze spasmé . . .	0 σ 20	0 σ 13	0 σ 21
Trapèze antagoniste. .	0 σ 08	0 σ 13	0 σ 10
Rapport	2,5	1	2,1

Avec les verres rouges, au contraire, l'écart chronaxique s'accroît (par variation exclusive du muscle spasmé):

	AVANT	PENDANT	APRÈS
Trapèze spasmé . . .	0 σ 21	0 σ 35	0 σ 21
Trapèze antagoniste. .	0 σ 08	0 σ 08	0 σ 08
Rapport	2,6	4,4	2,6

Après enlèvement des verres, la chronaxie reprend sa valeur antérieure en dix à vingt-cinq minutes.

La suppression de toute vision n'entraîne aucune variation chronaxique. L'action doit être rapportée, non à la luminosité, mais à la longueur d'onde.

Enfin cette action n'est que passagère ; il s'agit peut-être là d'un phénomène d'accoutumance ?

En tous cas, il y a bien là répercussion réflexe, dit G. Bourguignon, phénomène de subordination disons-nous, des centres optiques sur l'excitabilité motrice périphérique, et encore conviendrait-il d'éliminer tout rôle éventuel de la suggestion. A ce point de vue, il serait également intéressant de reprendre les mêmes mesures avant et pendant le geste antagoniste, si souvent efficace chez de tels malades.

SUBORDINATION SUR LA VISION

Toute une série de travaux nous fournit des notions sur les modifications de la vision sous l'influence du milieu extérieur et du milieu intérieur. Il est inutile de souligner la raison pour laquelle tous concernent, jusqu'à présent, l'espèce humaine.

Nous ne nous attarderons point sur les premiers qui concernent l'adaptabilité même de l'œil humain à l'éclairement.

RECHERCHES DE C. D. VERRIJP (1925). — Cet auteur a repris, comme nous l'avons vu dans la première partie de cet ouvrage, les travaux de G. Bourguignon sur la localisation de l'excitation dans les mesures d'excitabilité visuelle. Il a tenté, à cette occasion, de faire des mesures dans l'obscurité, la tête du sujet et l'électrode étant fixées, le sujet étant averti avant l'excitation par une sonnerie et répondant lui-même sur le résultat par un autre signal électrique.

C. D. Verrijp obtient, dans ces conditions, des courbes d'excitation comportant quelques irrégularités dans le trajet hyperbolique. D'autre part, avec l'électrode placée dans l'angle orbitaire, les chronaxies sont comprises entre 2.73 et 9.83 et, avec l'électrode centrale entre 1.21 et 6.23.

Par la suite, il reprend, à l'aide de la chronaxie, les expériences

anciennes et douteuses de G. E. Müller, de W. A. Nagel, de A. Brückner et R. Kirsch, de P. Lasareff, sur l'hypothèse d'une influence de l'adaptation à l'obscurité sur l'excitabilité oculaire.

Pour une adaptation toujours bilatérale, il trouve une augmentation constante de la rhéobase (surtout en courant descendant) et, le plus souvent mais non toujours, une augmentation de la chronaxie.

Il semble donc prouvé que l'adaptation à la lumière entraîne une hypoeccitabilité oculaire.

RECHERCHES DE J. D. ACHELIS ET J. MERKULOW (1929). — Le travail de ces auteurs, également, a déjà été mentionné à propos de la localisation de l'excitation oculaire. Citons simplement cette constatation qui leur parut en faveur d'une localisation non rétinienne mais nerveuse, à savoir que le seuil de l'excitation électrique est plus long, en cas d'adaptation à l'obscurité, qu'en cas d'adaptation à la lumière.

RECHERCHES DE P. O. MAKAROW (1935). — Cet auteur considère que la chronaxie « adéquate », par lui décrite, change peu lors de l'adaptation à l'obscurité, mais que la rhéobase « adéquate » augmente beaucoup. Par contre cette chronaxie augmente pendant l'activité nerveuse centrale.

RECHERCHES DE G. MARINESCO, A. LOBEL, O. SAGER ET A. KREINDLER SUR LE MÉCANISME DE L'HÉMÉRALOPIE (1929). — A propos d'une malade atteinte d'héméralopie et de rétinite pigmentaire avec troubles endocrino-végétatifs, les auteurs précédents ont fait des mesures selon la technique de G. Bourguignon, pendant le jour et pendant la nuit.

Pour les phosphènes centraux, les valeurs furent normales, 2 σ à 2 σ 80.

Pour les phosphènes périphériques (valeurs normales 1 σ 2 à 1 σ 8), ils trouvèrent les variations suivantes :

	EXCITATION PAPILLAIRE	EXCITATION DIRECTE
Pendant le jour . .	1 σ 80	0 σ 92
Pendant la nuit . .	2 σ 30	2 σ 80

Par conséquent, les phosphènes centraux, qui caractériseraient les cônes sont normaux. Pour les phosphènes périphériques, qui caractériseraient les bâtonnets, la chronaxie augmente pendant la nuit.

Or, les cônes sont normalement héméralopes (Kries) ; les bâtonnets le deviennent à leur tour chronaxiquement ; d'où la perte de la vision dans l'obscurité.

Contrairement aux travaux précédents, qui concernent directement la fonction oculaire et sont à la limite de la subordination, les suivants, spécialement les premiers qui sont purement physiologiques, révéleront des mécanismes essentiellement subordonateurs.

RECHERCHES DE H. ALTENBURGER ET F. W. KROLL SUR LA SUBORDINATION AU SYSTÈME VÉGÉTATIF (1930). — C'est dans ce mémoire que H. Altenburger et F. W. Kroll avaient fait connaître le procédé d'étude de l'excitabilité optique avec une excitation « adéquate » (étincelle lumineuse), que nous avons détaillé dans la première partie. Les auteurs ont obtenu de la sorte ce qu'ils considèrent comme l'homologue d'une chronaxie et ils ont précisé que l'adaptation ne fait varier la constante de temps que pendant moins de vingt minutes. Sur des sujets ainsi adaptés à l'obscurité, des mesures furent effectuées pour préciser l'influence de différentes drogues injectées par voie sous-cutanée ou intraveineuse (1). Ces drogues seront les mêmes que celles déjà expérimentées un an auparavant par O. Foerster, H. Altenburger et F. W. Kroll, pour étudier l'action du système végétatif sur les sensibilités cutanées. Mais étant donné l'ordre de l'exposé adopté par nous, c'est à propos de la vision que nous les rencontrons en premier. Disons d'emblée qu'elles vont se grouper en deux séries : l'une sympathomimétique, qui va agir dans le sens de l'hypoexcitabilité ; l'autre parasymphomimétique, qui va agir dans le sens de l'hyperexcitabilité :

a) *Symphomimétiques*. — L'adrénaline (1 cm³ sous-cutané) élève la chronaxie de 50[±]8 à 62[±]2 après cinq minutes, à 64[±] après quinze

(1) Rappelons qu'il ne faut pas interpréter toute métachronose après action pharmacodynamique à distance, comme traduisant un phénomène de subordination. Nous donnons ici, d'un seul bloc, les intéressants résultats de H. Altenburger, et F. W. Kroll, et nous discuterons ces actions pharmacodynamiques, d'une façon générale, après l'étude du système végétatif (chapitres XI et XII).

minutes, le retour à la normale s'effectuant après la vingt-cinquième minute.

L'atropine : même action.

Le chlorure de calcium (10 cm³ à 10 0 0) élévation de 64⁷ à 111⁷.

L'extrait parathyroïdien (0 g. 64 par voie intraveineuse) : élévation de 55⁷ à 97⁵.

Le corps jaune (2 centimètres cubes d'extrait sous-cutané) : élévation de 63⁷ à 115⁷.

b) Parasympathomimétiques. — *La choline* (0 g. 05 de choline Merk intraveineuse) entraîne une baisse de 50⁸ à 36⁷.

La pilocarpine : même action.

Le chlorure de potassium (10 centimètres cubes à 3 0/0) : baisse de 60⁷ à 39⁶.

L'extrait thyroïdien (dose équivalente à 2 grammes de substance fraîche sous-cutanée) : baisse de 29⁵ à 19⁵.

L'extrait ovarien (8 unités de Menformon, sous-cutanée) : baisse de 22⁵ à 11⁷.

L'extrait de post-hypophyse (16 unités sous-cutanés) : baisse de 107⁵ à 54⁷.

Les mêmes résultats s'obtiennent par action oculaire locale (instillations conjonctivales), l'action restant unilatérale. Citons simplement les chiffres d'une expérience où l'œil droit reçut 11 gouttes d'adrénaline et l'œil gauche 11 gouttes de physostigmine ; la chronaxie du premier s'éleva de 31⁷2 à 42⁵, pendant que celle du second tomba de 31⁷2 à 25⁷.

Les auteurs firent d'ailleurs quelques expériences de contrôle, en employant l'excitant électrique et obtinrent des variations de même sens. Ils éliminèrent d'autre part l'objection d'un facteur mydriatique ou miotique, selon les enseignements de W. R. Hess.

Dans ces conditions, l'excitabilité du système optique apparaît susceptible de subir les deux séries suivantes d'influences antagonistes parallèles.

Hypoexcitants

—
Adrénaline
Atropine
Chlorure de calcium
Ext. parathyroïdien
Ext. corps jaune

Hyperexcitants

—
Choline
Pilocarpine, Physostigmine
Chlorure de potassium
Ext. thyroïdien
Ext. ovarien
Ext. posthypophysaire

Ce seront les mêmes influences que trouveront, comme nous le verrons, O. Færster, H. Altenburger et F. W. Kroll, pour les sensibilités cutanées.

Enfin, ces actions portent sur la rétine plutôt que sur les voies optiques centrales, étant donné que, dans les instillations, le côté opposé reste indifférent. Le contrôle s'exerce sur les récepteurs eux-mêmes. Par contre, le rôle des différentes parties du système sympathique devra être réservé, tant que n'auront pas été étudiés des cas avec déconnexion sympathique (« *Sympathicusausschaltung* »).

Il est inutile de souligner l'intérêt de cet ensemble de recherches qui fournit une base fondamentale d'analyse.

DOCUMENTS PATHOLOGIQUES. — Enumérons rapidement les quelques données suivantes, qui sont à ajouter à celles déjà évoquées de G. Bourguignon, M. Courland, et R. Déjean (1926).

H. Ruffin (1932) a constaté, chez un schizophrène présentant de grosses hallucinations, une élévation considérable du seuil.

A. Kreindler et I. Brecher (1932) ont signalé diverses modifications de la chronaxie dans l'atrophie optique, la stase papillaire, les papillites, la névrite optique rétro-bulbaire, la choroïdite et la chorio-rétinite, le décollement rétinien. Dans l'atrophie optique de nature tabétique, ils admettent que la lésion intéresse le neurone multipolaire, à cause de la variation isolée de l'excitation indirecte.

Toutes ces constatations ont peut-être un certain intérêt diagnostique, car, dans deux cas de cataracte, A. Kreindler et I. Brecher affirmèrent à l'avance, par la chronaxie, une lésion rétro-bulbaire, et après l'opération, purent constater l'existence d'une chorio-rétinite.

S. L. Last et F. Laubenthal (1932), dont nous avons vu les travaux concluant à une « labilité des seuils » à l'état normal et à l'état pathologique, ont apporté également de nombreux exemples d'augmentation de chronaxie dans de multiples lésions du nerf optique comme des voies centrales ; mais, pour eux, les rhéobases élevées appartiendraient aux seules affections optiques périphériques.

H. Altenburger, avec Hoffheinz (1932), a constaté également des valeurs élevées dans des cas d'atrophie optique tabétique, de stase papillaire et d'atrophie post-stase ; mais cependant un nombre important de cas déjà très avancés présentaient des valeurs encore normales. Aussi H. Altenburger réserve-t-il la valeur diagnostique pratique de la chronaxie optique.

CHAPITRE VIII

SENSIBILITÉS CUTANÉES ET SUBORDINATION

SUBORDINATION PAR LES SENSIBILITÉS CUTANÉES

Ce chapitre devrait avoir logiquement un développement considérable, car les différents appareils sensoriels, et en particulier les appareils cutanés, recueillant toutes les incitations du milieu extérieur, commandent de toute évidence les réactions changeantes d'un organisme. Le fond du problème atteint de la sorte le fonctionnement même de tous les centres sensitifs. Nous sommes encore plus qu'éloignés de la connaissance des mécanismes chronaxiques correspondants, et les documents sur les sensibilités cutanées sont certainement plus restreints que ceux concernant les sensibilités inconscientes du labyrinthe, du cervelet et les perceptions conscientes de la vision.

Bornons-nous à citer les quelques lueurs suivantes :

A. — EXPÉRIENCES CHEZ L'ANIMAL

EXPÉRIENCES DE L. ET M. LAPICQUE SUR LE TONUS D'ORIGINE CUTANÉE (1924). — H. Piéron et Ozorio d'Almeida avaient montré que l'ablation, en totalité, de la peau de la grenouille fait disparaître presque entièrement le tonus musculaire ; en cas d'ablation incomplète, le tonus persiste.

L. et M. Lapicque ont décelé les modifications chronaxiques correspondantes, au niveau du neurone moteur.

Ainsi, dans une première expérience, ils font successivement la série des mesures suivantes (exprimées en capacités chronaxiques) :

Chronaxie du sciatique gauche intact	35 m μ F.
Chronaxie du sciatique gauche sectionné.	55 m μ F.
Chronaxie du sciatique droit intact	35 m μ F.
La même, après dépouillement complet	55 m μ F.
Cette dernière, après section du bulbe.	70 m μ F.

Une seconde expérience, avec dépouillement après la première mesure, ainsi qu'une troisième avec dépouillement en deux temps, donnent des résultats confirmatifs.

A l'époque, on pouvait conclure de ceci que la subordination sur le nerf moteur était un phénomène réflexe à point de départ cutané. Actuellement, évitons l'attitude de J. D. Achelis et son hypothèse implicite d'une seule subordination sur le nerf moteur, et concluons simplement que la suppression de la peau constitue une des nombreuses manières de modifier la subordination motrice périphérique.

Beaucoup plus suggestives vont être les expériences suivantes :

EXPÉRIENCES DE L. ET M. LAPICQUE ET V. BONNET DÉMONTRANT LA MODIFICATION DES CHRONAXIES MOTRICES PÉRIPHÉRIQUES PAR STIMULATION DE FIBRES NERVEUSES CENTRIPÈTES (1935). — Citons l'essentiel de cette note dans son texte original, car il s'agit d'une contribution très générale pour le problème de la subordination :

« Nous avons entrepris d'examiner systématiquement l'effet de stimulations rapides et nombreuses sur des nerfs mixtes, considérés alors essentiellement comme nerfs centripètes. Comme dans toute expérience sur la subordination, la contention de l'animal a une grande importance : il faut avoir soin de ne pas l'appliquer trop étroitement sur la plaque de liège, et d'autre part, de ne pas se servir de liens douloureux ; nous avons utilisé des lacets de 3 à 6 millimètres de large placés sur les quatre membres sans trop les comprimer.

« En opérant sur le sciatique, on a l'inconvénient de stimuler pêle-mêle les fibres proprioceptives qui viennent des fléchisseurs comme des extenseurs en même temps que les fibres innervant la peau et les articulations des deux faces correspondantes de la jambe. Nous avons opéré sur les deux branches principales de la division du sciatique, le tibial et le péronier (stimulation monopolaire cathodi-

que), tant pour la mesure des chronaxies motrices que pour l'action centripète.

« Les résultats sont encore complexes, et de nouvelles expériences seront nécessaires pour fixer le déterminisme de telle ou telle variation de chronaxie, mais on peut dire d'une façon générale que la chronaxie des nerfs moteurs de l'un ou l'autre groupe d'antagonistes, souvent celle des deux, varie largement sous l'influence de telles excitations ; cette variation est réversible au cours d'un repos consécutif, sans que d'ailleurs l'état auquel on revient ainsi soit nécessairement l'état primitif.

« Dans le cas le plus général où, préalablement à l'expérience, la chronaxie du nerf du gastrocnémien est inférieure à celle du péronier, elle-même à peu près égale à la chronaxie de constitution, une série d'excitations du nerf péronier augmente la chronaxie du nerf du gastrocnémien, c'est-à-dire diminue sa subordination ; l'excitation du nerf tibial diminue la chronaxie du nerf du péronier, c'est-à-dire y fait apparaître un certain degré de subordination. Exemples (capacités chronaxiques en millièmes de microfarad).

1° *Excitation du nerf péronier (n° 40, Rana fusca mâle).*

	GASTROCNÉMIEN	PÉRONIER
Au début	30	55
Après 100 excitations (Cap. : 0,15 mF. Voltage : 1,5 fois la rhéobase des fibres mo- trices)	49	50
Après 5 minutes de repos	35	50-55
Après section des racines lombaires du sciatique	50	55-60

2° *Excitation du nerf tibial (n° 15, Rana esculenta).*

	PÉRONIER
Au début	45
Après 75 excitations supraliminaires pour les fibres motrices	25
Après 5 minutes de repos	40

*Excitation du rameau superficiel du nerf tibial
(n° 25, Rana fusca mâle).*

	GASTROCNÉMIEN	PÉRONIER
Au début	55	70
Après 100 excitations du rameau superficiel (cap. 0,15 mF. Voltage = 4,5 fois la rhéobase des fibres motrices)	62	55
Après repos	45	68
Après section des racines lombaires du nerf scia- tique	68	70

« Dans les cas, rares d'ailleurs, où la chronaxie du nerf du gastrocnémien est, avant l'expérience, la plus grande, les résultats sont symétriques des précédents, à savoir : 1° diminution de la chronaxie du nerf du gastrocnémien par excitation du nerf du péronier ; 2° élévation de la chronaxie du nerf du péronier par excitation du nerf tibial. Exemples :

1° Excitation du nerf péronier (n° 43, Rana fusca mâle).

	GASTROCNÉMIEN	PÉRONIER
Au début	37	20
Après 100 excitations (1,5 fois la rhéobase des fibres motrices)	20	25
Après repos	34	27

2° Excitation du nerf tibial (n° 28, Rana esculenta femelle).

	GASTROCNÉMIEN	PÉRONIER
Au début	45-50	20
Après 100 excitations du rameau superficiel du nerf tibial	50-55	33
Après repos	non mesurée	23

« Parfois, on a une modification des chronaxies des deux côtés, avec inversion du rapport des antagonistes. Exemple :

Excitation du nerf péronier (n° 44).

	GASTROCNÉMIEN	PÉRONIER
Au début	25	50
Après 100 excitations (à 1,5 fois la rhéobase des fibres motrices)	40	35

« Dans les expériences ci-dessus, il s'agit en général de stimulations portées à la fois sur les fibres proprioceptives d'un des groupes de muscles et sur les fibres sensitives cutanées de la même région ; pourtant l'expérience n° 15 portait sur un rameau purement sensitif (par rapport aux muscles considérés). La stimulation d'un nerf purement sensitif d'une autre région, comme par exemple un nerf dorso-cutané, entraîne aussi, généralement, des modifications dans la chronaxie des nerfs du gastrocnémien et du péronier, mais dans des sens divers. L'expérience suivante indique une influence de l'intensité de la stimulation.

Rana fusca femelle (n° 20).

	GASTROCNÉMIEN	PÉRONIER
Au début	40	40
Après 100 excitat. d'un nerf cutané dorsal ($c = 150$, $v = 2$ volts)	40	27-30
Après 100 excitat. du même nerf ($c = 150$, $v = 4$ volts)	48-50	70
Après repos	non mesurée	35

« Parfois, on a une modification des chronaxies des deux côtés, avec inversion des rapports des antagonistes.

« Il y aurait évidemment à distinguer entre les excitations très différentes qui peuvent résulter de la stimulation d'un tel nerf, par

exemple sensations tactiles ou douleur. C'est une question importante, mais très délicate expérimentalement, qui est à reprendre. L'expérience de Lewisson (bague de caoutchouc en arrière des mâchoires), constitue un cas particulier d'excitation tactile. Sur une grenouille normale présentant la subordination caractérisée du côté du nerf du gastrocnémien par une chronaxie réduite, qui remonterait au niveau du celle du péronier par la section du bulbe (vérification en fin d'expérience), l'apposition de cette bague supprime régulièrement et immédiatement la subordination, égalisant les deux nerfs moteurs à peu près au niveau de leur chronaxie de constitution. Exemple :

(N° 40. *Rana fusca*, voir plus haut).

	GASTROCNÉMIEN	PÉRONIER
Immédiatement avant . . .	35	50-55
Pendant action de la bague de caoutchouc.	55	57
Après 5 minutes de repos .	35 40	55-58
Après section des racines lombaires du nerf scia- tique	50	55-60

« A la saison où nous avons exécuté la présente série d'expériences (février-mars), les grenouilles, surtout *R. fusca*, entrent dans la période d'excitation sexuelle. Dans ce cas, comme deux d'entre nous l'avaient noté depuis longtemps sans le publier, on observe, aussi bien du côté du péronier que du côté du gastrocnémien, des chronaxies anormalement petites, entre 15 et 30 F $\times 10^{-9}$, toujours sur 10.000 ω de résistance réduite, et ces petites chronaxies ne changent pas lorsqu'on écrase le bulbe ou qu'on sépare le nerf des centres.

« Les expériences faites à Lyon par l'une de nous, où l'apposition de l'anneau de Lewisson ne produisait aucune modification des chronaxies motrices, portaient toutes sur des grenouilles présentant des chronaxies de cet ordre. Ce résultat négatif nous paraît tenir à cet état préalable des nerfs, sans que nous puissions indiquer actuellement à quelle cause on peut rapporter ces chronaxies anormales.

« CONCLUSION. — Il reste à élucider de nombreux points intéressants concernant l'action des excitations centripètes sur la subordination : pour le moment, ce que nous tenons à mettre en lumière, c'est l'existence de telles actions, et la façon capitale dont elles peuvent influencer les résultats de l'expérimentation. Notamment, les stimulations mêmes que l'on effectue pour mesurer les chronaxies sur une grenouille à système nerveux intact, si elles portent sur le tronc du sciatique, doivent atteindre en même temps que les fibres motrices des fibres sensitives diverses ; des tâtonnements trop nombreux et trop précipités risquent de modifier et même de supprimer le phénomène. »

Quelques travaux pourraient peut-être présenter certaines analogies avec ce problème, tels celui de E. Th. von Brücke, Ch. L. Hou et E. Krannich sur « *Rebound und intrazentralen Wettstreit zwischen hemmenden und erregenden Impulsen* » (1931), et celui de F. Diehl, intitulé, « *Ueber die Reizung sensibler Nerven nach Ausschaltung ihres peripheren Feldes* ». En réalité ces travaux s'écartent nettement de notre point de vue et le dernier ne comporte pas de mesures chronaxiques explicites.

B. — EXPÉRIENCES CHEZ L'HOMME

Rapprochons par contre les constatations suivantes, faites chez l'homme par deux auteurs.

G. Bourguignon dans sa thèse (1923), a cité comme exemples de répercussions, des variations de chronaxies motrices au cours de : « *Zona, tabes, névralgies diverses sans troubles moteurs ni des réflexes cliniquement décelables* » (p. 320).

H. Altenburger (1932) a apporté des documents très précis et véritablement expérimentaux grâce à l'étude chronaximétrique prolongée de quatre cas de radicotomies postérieures, faites par O. Foerster, pour des algies secondaires à des blessures périphériques (le système nerveux central de ces sujets était donc intact).

Différents stades évolutifs peuvent être distingués, comme en témoignent les mesures suivantes faites au niveau d'un muscle pectoral, lors d'une section des racines postérieures gauches de C₂ à D₄.

	CÔTÉ GAUCHE	CÔTÉ DROIT
Avant	0 σ 24	0 σ 24
6 jours après l'opération .	0 σ 19	0 σ 13
11 »	0 σ 17	0 σ 11
18 »	0 σ 36	0 σ 43
22 »	0 σ 36	0 σ 48

On constate donc, pendant les jours succédant à l'opération, une baisse marquée de la chronaxie, qui diffuse sur le côté symétrique. Ultérieurement, le tout fait place à un allongement pouvant dépasser la valeur normale.

H. Altenburger a même observé, mais dans un seul cas, un stade plus précoce (une heure après l'opération), avec allongement initial, mais transitoire, de la chronaxie.

L'auteur discute lui-même, malgré l'analogie des constatations faites dans le tabes, les réserves nécessaires avant d'admettre que tout se borne à une modification de la subordination exercée par le neurone sensitif sur le neurone moteur. Peut-être faut-il réserver le rôle de la section des fibres végétatives efférentes qui traversent les racines postérieures, et dont nous parlerons un peu plus tard.

SUBORDINATION SUR LES SENSIBILITÉS CUTANÉES

Hormis le premier travail ci-dessous mentionné, toutes les recherches suivantes concerneront l'homme et essentiellement l'homme malade.

EXPÉRIENCES DE A. ET B. CHAUCHARD CHEZ LE CHIEN (1929). — A l'occasion des travaux faits avec Ozorio de Almeida sur la vagotomie double, ces auteurs se sont demandé si des modifications comparables ne se produiraient pas sur d'autres nerfs centripètes et si elles sont durables ou transitoires. Ils ont étudié les fibres centripètes du nerf sciatique du chien :

«... On découvre le tronc d'un des sciatiques, le droit, par exemple, à la portion moyenne de la loge postérieure de la cuisse ; on le sectionne ; son bout central est chargé sur électrodes impolarisables.

On porte sur ce segment de nerf des excitations répétées par décharges de condensateurs ; au seuil correspondra une pause respiratoire légèrement allongée, phénomène liminaire d'inhibition. On mesure la chronaxie ; quand elle est stabilisée, on détermine la loi de sommation en fonction des intervalles. Puis le sciatique gauche est coupé. Immédiatement après la section survient une augmentation de la chronaxie du sciatique droit et des modifications de la loi de sommation, d'autant plus nettes que le changement de chronaxie est plus important. Ces modifications peuvent aller jusqu'à l'aplatissement complet de la courbe des intervalles...

« Si, au lieu de le sectionner, on porte sur le sciatique gauche intact des excitations tétanisantes d'intensité liminaire sans retentissement sur le rythme respiratoire, la chronaxie du sciatique droit s'élève, comme dans le cas de la section, et la loi de sommation subit des changements analogues. De même si on excite un pneumogastrique...

« Quel est le degré de stabilité de ces modifications ? Après avoir provoqué un allongement de la chronaxie d'un sciatique soit par section, soit par excitation de l'autre sciatique, nous avons pris des mesures échelonnées toutes les quinze minutes environ. Les changements de chronaxie consécutifs aux sections se manifestent pendant 1 h. 30 à 2 heures. Pendant cette période, on voit les valeurs revenir peu à peu à leur taux initial.

« Ces expériences montrent que l'excitabilité d'un neurone centripète est susceptible d'être influencée à distance par des excitations portées sur d'autres neurones, qu'il s'agisse de stimulus temporaire ou de lésions définitives. Ces perturbations se manifestent par des augmentations des lois d'excitabilité des centres. Dans tous les cas que nous avons observés jusqu'ici ces modifications ont présenté un caractère transitoire. »

ACTION SUR LA SENSIBILITÉ DES LÉSIONS DES DIFFÉRENTS ÉTAGES DU SYSTÈME NERVEUX CÉRÉBRO-SPINAL

Les documents correspondant appartiennent à peu près exclusivement à des publications en langue allemande, spécialement à deux mémoires très importants de F. W. Kroll (*« Schwellenuntersuchungen bei Läsionen der afferenten Leitungsbahnen »*, 1930) et de

D. A. Markow (« *Chronaximetrie des sensibelmotorischen Apparates* », 1932), ainsi qu'au rapport de H. Altenburger (« *Sensible Chronaxie* ») au XXI^e Congrès des neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932).

Là encore il convient de souligner avec L. Lapique que toute métachronose après traumatisme ou lésion toxi-infectieuse d'un neurone n'implique pas forcément la perturbation d'une subordination. Nous donnerons cependant la totalité des documents tant leur intérêt neurologique est évident.

Signalons, au préalable, que J. Stein avait déjà opposé, en 1927, les lésions sensitives périphériques, cliniques ou expérimentales, aux lésions centrales (surtout corticales) de la manière schématique suivante :

Dans les lésions périphériques, il n'y a pas de modifications chronaxiques sensitives mais la rhéobase peut changer.

Dans les lésions centrales, au contraire, la rhéobase ne change pas, mais la chronaxie augmente, ainsi d'ailleurs que la phase réfractaire et la vitesse de transmission. J. Stein a proposé de voir là une véritable réaction de dégénérescence sensitive (« *Entartungsreaktion des sensiblen Apparates* »). Disons de suite que ce schéma ne va pas pouvoir être conservé après l'exposé suivant des lésions des différents étages. Seul D. A. Markow signale l'avoir retrouvé, mais rarement, dans quelques cas d'*Hyperpathie* de Foerster (*overreaction de Head*).

LÉSIONS SENSITIVES PÉRIPHÉRIQUES. — Dans ces lésions (traumatiques, toxiques, etc...), existent le plus souvent des modifications. Outre l'élévation des rhéobases, plus fréquemment retrouvée sur les troncs nerveux qu'au niveau des points cutanés de tact et de douleur, il y a élévation des chronaxies. Empruntons les deux exemples suivants à H. Altenburger :

Lésion traumatique du cubital gauche.

	CÔTÉ GAUCHE	CÔTÉ DROIT
Excitation du tronc nerveux	0 σ 80	0 σ 24
Excitation des récepteurs .	1 σ 20	0 σ 28
Point de tact.	1 σ 40	0 σ 32
Point de douleur	2 σ 00	0 σ 84

Parfois les troubles sont dissociés, comme dans le cas suivant :

Section partielle du médian droit (1).

	CÔTÉ GAUCHE	CÔTÉ DROIT
Excitation des récepteurs .	0 τ 32	0 σ 32
Point de tact	0 σ 06	0 σ 08
Point de douleur	0 τ 42	3 σ 60
(4) Et non gauche comme il est imprimé, par erreur, dans le texte original.		

D. A. Markow, qui conclut également que, dans les névrites périphériques, et spécialement au début, il y a élévation de la rhéobase et de la chronaxie, a fait les mêmes constatations après *cocaïnisation de territoires cutanés normaux*.

RADICOTOMIE POSTÉRIEURE. — Lors de la section d'une seule racine postérieure, dont F. W. Kroll a étudié un cas opéré par O. Foerster, alors que la clinique était incapable de déceler le moindre trouble sensitif dans le dermatome correspondant, cet auteur a constaté une augmentation de la rhéobase et de la chronaxie; les points étaient d'ailleurs raréfiés, mais ne présentaient aucune fatigabilité.

Les cas d'*hyperpathie dermatomérale* (zones douloureuses de Head), qui sont à rapprocher, ont montré également à H. Altenburger et St. Weisz, un allongement de chronaxie.

LÉSIONS DES CORDONS MÉDULLAIRES POSTÉRIEURS. — Dans ces lésions, différentes constatations ont été faites.

Des conclusions précises ne peuvent guère être tirées des observations faites dans le *tabes* par D. A. Markow, ni dans la *maladie de Friedreich* par J. Stein (augmentation chronaxique).

Au contraire, sont intéressants les cas de *section chirurgicale des cordons postérieurs*, tels les deux cas opérés par O. Foerster et examinés par F. W. Kroll. Là encore il y avait augmentation de chronaxie, augmentation portant à la fois sur les points de tact et sur les points de douleur.

Les sections chirurgicales des cordons antéro-latéraux de la moelle (cordotomie) interrompent une catégorie spéciale de fibres sensibles, les fibres *spino-thalamiques*. Neuf opérés de O. Foerster ont pu être étudiés par F. W. Kroll qui distingue deux ordres de faits.

Dans *les sections unilatérales*, il y a inexcitabilité immédiate et complète des points de douleur du côté opposé. Mais, ultérieurement, quelques-uns redeviennent excitables en présentant une chronaxie augmentée (il en est de même pour les excitations mécaniques). Deux remarques sont intéressantes : d'une part, les points de tact de ce même côté opposé présentent également un allongement chronaxique ; d'autre part, les points de douleur et de tact ipsilatéraux révèlent des modifications analogues.

Dans *les sections bilatérales*, les mêmes troubles existent des deux côtés, mais la récupération ultérieure est souvent marquée.

Il faut remarquer que tout ceci prouve, d'une part, que la décusation des fibres spino-thalamiques n'est pas totale, et, d'autre part, que ces voies intéressent, contrairement aux notions classiques, la sensibilité tactile.

Par ailleurs, la complexité de ces constatations montre que l'on ne peut demander aux chronaxies sensibles de fournir des formules typiques dans les syndromes à lésions multiples comme *la sclérose en plaques*.

LÉSIONS DU TRONC CÉRÉBRAL. — Les lésions du tronc cérébral n'ont pas encore été étudiées à ce point de vue.

LÉSIONS DU THALAMUS. — Dans le *syndrome thalamique*, nous ne pouvons que rappeler la constatation de G. Bourguignon, d'une élévation considérable de la chronaxie des nerfs sensitifs plantaires, parallèle et égale à celle des muscles extenseurs des orteils, et celle de D. A. Markow d'une augmentation des chronaxies des points de tact et de douleur, sans changement de la rhéobase.

LÉSIONS CORTICALES. — F. W. Kroll a étudié sept cas de lésions traumatiques ou d'excisions chirurgicales. Là encore, il y avait allongement des chronaxies des points de tact et de douleur, la fatigabilité n'existait que dans un cas. Par contre elle était de règle pour les excitations mécaniques. Aucune modification ipsilatérale ne put jamais être décelée.

H. Altenburger, dans deux cas, a trouvé les mêmes troubles chronaxiques au niveau du nerf comme au niveau des récepteurs cutanés.

De tout ceci, nous rapprocherons encore deux ordres de constatations. Rappelons d'une part, celle, déjà mentionnée de H. Altenburger, de modifications chronaxiques de la sensibilité par *la suggestion* (page 155). Ajoutons, d'autre part, que le même auteur a étudié des cas d'*anesthésies hystériques*, au point de vue des chronaxies sensitives. D'importantes réserves doivent être faites étant donné le caractère subjectif des mesures, sans aucun test objectif de contrôle. Dans de nombreux cas, les chronaxies étaient strictement normales ; malheureusement, au point de vue diagnostique, quelques cas montrèrent des modifications soit unilatérales soit même bilatérales.

LÉSIONS DES SYSTÈMES SENSORIELS. — Les lésions visuelles ou labyrinthiques n'ont pas été explorées au point de vue de leur retentissement sensitif, mais H. Altenburger (1932) a constaté des variations des chronaxies cutanées sous l'influence de modifications fonctionnelles de ces organes des sens. C'est ainsi que, reprenant les expériences de W. Traubitzsch sur le neurone moteur, il observe que l'obscuratation entraîne une baisse marquée des chronaxies cutanées. Il suggère de voir là l'expression même de l'exaltation bien connue de la finesse des perceptions cutanées chez les aveugles.

Lors d'excitations vestibulaires, il a pu noter des variations analogues, mais présentant cet intérêt supplémentaire de présenter une inversion de la systématisation régionale. En effet, les chronaxies cutanées montrent du côté des extenseurs une baisse, du côté des fléchisseurs une augmentation.

LÉSIONS VÉGÉTATIVES. — L'action du système végétatif et du milieu intérieur, qui s'avérera considérable, sera mentionnée dans quelques chapitres suivants.

A la fin de cette longue énumération de l'influence des différentes lésions des voies et des centres sensitifs, les phénomènes de subordination s'affirment indiscutables, mais sans qu'une classification transparaisse actuellement. Regrettable pour le diagnostic, ce fait est indéniable et H. Altenburger conclut, à la fin de son exposé,

que, dans le domaine de la sensibilité, il n'y a aucun rapport entre l'excitabilité électrique et la fonction (1).

Par contre l'existence d'altérations chronaxiques sensitives paraît appartenir au stade le plus précoce des agressions nerveuses.

Nous verrons que, pour H. Altenburger, la sensibilité extériorise avant la motricité, les changements du milieu. D'autre part, une confirmation très démonstrative a été donnée par F. W. Kroll à propos de l'intoxication saturnine. Terminons ce chapitre par cet exemple.

ALTÉRATIONS DES CHRONAXIES SENSITIVES DANS LE SATURNISME (F. W. KROLL, 1932). — Nous verrons, dans le prochain domaine, que F. H. Lewy et St. Weisz avaient décrit un syndrome chronaxique moteur dans l'intoxication professionnelle par le plomb ; ils avaient même distingué trois stades successifs de gravité.

F. W. Kroll a repris des mesures parallèles au point de vue sensitif. Il a retrouvé, d'une part, l'existence de modifications sensitives lors des trois stades moteurs :

Dans le stade 1 (10 cas) allongement chronaxique allant jusqu'à quatre et vingt fois la valeur normale.

Dans le stade 2 (4 cas), même allongement chronaxique.

Dans le stade 3 (1 cas), même trouble sensitif.

Mais le point intéressant réside dans le fait, qu'au point de vue sensitif, un stade plus précoce encore peut être décelé. Dans trois cas, en effet, qui présentaient des chronaxies motrices normales, une altération des chronaxies sensitives était déjà très nette.

(1) « Es ist deshalb verständlich, dass auf sensiblen Gebiet elektrische Reizbarkeit und Funktion nicht immer parallel zu gehen brauchen... Auch einer verfeinerten Elektrodiagnostik sind hier Grenzen gezogen ».

CHAPITRE IX

NEURONE MOTEUR PÉRIPHÉRIQUE ET SUBORDINATION

Avec l'élément moteur périphérique — c'est-à-dire la cellule de la corne antérieure de la moelle (ou la cellule nucléaire motrice du tronc cérébral) et la fibre correspondante — nous arrivons, en quelque sorte, à l'extrémité inférieure de l'échelle adoptée pour notre étude de la subordination. Dans la majorité des cas, c'est la chronaxie de cet élément qui nous servait jusqu'à présent de principal détecteur ; par conséquent, l'essentiel en ce qui concerne cette subordination motrice périphérique a déjà été exprimé dans les chapitres précédents.

Il nous reste seulement à ajouter quelques notions concernant certains problèmes complémentaires qui débordent le domaine de la subordination pure, mais dont plusieurs sont d'un très grand intérêt doctrinal.

ALTÉRATIONS PATHOLOGIQUES DES NEURONES MOTEURS PÉRIPHÉRIQUES

DÉGÉNÉRESCENCE WALLÉRIENNE. — Nous n'insisterons pas sur les innombrables documents concernant cette lésion élémentaire et dont le trouble fondamental réside dans la disparition de l'isochronisme neuro-musculaire. Nous renvoyons, en particulier, aux publications de G. Bourguignon, qui, le premier, a suivi minutieusement des cas

de ce genre et a montré que la chronaxie permet d'apprécier parfaitement la marche d'une dégénérescence ou d'une régénération. Maintes confirmations ont été données par F. H. Lewy et St. Weisz, Gildemeister, J. Stein, D. A. Markow, etc. Nous réservons, pour le chapitre suivant, les constatations faites, dans ces cas, au niveau du muscle.

LÉSIONS MULTIPLES DES NEURONES MOTEURS PÉRIPHÉRIQUES. — Les lésions intéressant, à des degrés divers, de multiples nerfs moteurs périphériques donneront des schémas chronaxiques qui se déduiront de la formule élémentaire précédente. Citons simplement un essai original de classification de quelques groupements considérés comme typiques par D. A. Markow (1932). Cet auteur, lui-même, n'y voit cependant qu'une hypothèse de travail, un *schéma auxiliaire de diagnostic* et nullement des *tests chronaxiques topiques et pathognomoniques* (1).

Dans la *poliomyélite aiguë*, c'est une *chronaxie en mosaïque* (« *Mosaikchronaxie* »), avec des différences considérables (allant des chiffres normaux à des valeurs extrêmement élevées) et avec une stabilité relative de ces chiffres. Les variations lentes des chronaxies auront un intérêt pronostique certain, comme y a insisté J. Moldaver (1933).

Dans la *sclérose latérale amyotrophique*, c'est une *chronaxie de contraste* (« *Kontrastchronaxie* ») par opposition entre des altérations chronaxiques analogues aux précédentes et des altérations d'ordre pyramidal; nous avons préféré parler de cette affection à propos des syndromes médullaires.

Dans la *polynévrite saturnine*, c'est une *chronaxie de prédilection* (« *Prædilektionschronaxie* »), expression qui ne fait que traduire la loi générale de L. Lapicque et l'interprétation consécutive de G. Bourguignon, exposées dans la première partie à l'occasion de la localisation des toxiques sur le système nerveux, selon ce que nous pourrions appeler un véritable tropisme chronaxique.

Arrêtons-nous un instant, à propos de cette polynévrite, type le plus pur de polynévrite motrice, sur les travaux de F. H. Lewy et

(1) « ...die vorläufig nur einen Arbeitsentwurf (ein « diagnostisches Hilfsschema »), aber keine topischpathognomonischen « chronaxische Tests » darstellen. »

de St. Weisz (1929), qui constituent un bel exemple de la valeur pronostique et diagnostique de la chronaxie motrice. Chez trois cents ouvriers exposés à cette intoxication, les auteurs ont trouvé, à un stade déjà avancé, un allongement des chronaxies dans le territoire du radial. Mais l'intérêt de l'examen chronaxique ne réside pas dans cette constatation tardive faite alors que les signes cliniques suffisent pour le diagnostic. La constatation précédente ne représente pour eux que le troisième stade chronaxique et ils ont pensé pouvoir mettre en évidence un second stade, avec chronaxie normale mais rhéobase augmentée, et même un premier stade, avec rhéobase normale et chronaxie abaissée. Ce stade initial d'hyperexcitabilité motrice serait le véritable signal d'alarme (« *Gefahrchronaxie* »), annonçant que l'intolérance du neurone moteur périphérique au plomb a commencé. En réalité, ce stade d'hyperexcitabilité initiale avait déjà été démontré par G. Bourguignon, comme un phénomène général dans les atteintes du neurone moteur périphérique (1). Enfin, nous avons vu comment F. W. Kroll croit pouvoir décrire un stade plus précoce encore, avec altérations exclusives des chronaxies sensibles.

Par ailleurs, le travail de F. H. Lewy et St. Weisz a été confirmé par H. von Knorre (1930). D'autre part St. Weisz (1929) avait tenté de généraliser ces constatations dans l'intoxication expérimentale du cobaye (1/2 ou 1 centimètre cube de solution à 1 0 0 d'acétate de plomb en injection sous-cutanée). Parallèlement, il avait étudié l'antidotisme éventuel de l'iode et du calcium et il avait constaté que ces médicaments n'empêchaient pas l'intoxication, mais hâtaient la désintoxication. Il a même tenté une généralisation plus lointaine en expérimentant, dans les mêmes conditions, différents toxiques industriels (« *Gewerbegifte* »). Onze modes d'intoxication comportèrent un stade initial d'hyperexcitabilité (mercure, arsenic, chrome, manganèse, sulfure de carbone, ammoniac, acide phosphorique, alcool méthylique, benzol, aniline, phénol). Seul le tétrachlorure de carbone entraîna tantôt l'hyper tantôt l'hypoexcitabilité. Dans un cas humain d'intoxication professionnelle par le chrome, St. Weisz put retrouver cette même hyperexcitabilité.

(1) « Cependant, d'après quelques observations, il semble bien que le début de la dégénérescence soit marqué par une diminution de la chronaxie qui peut descendre jusqu'à 1/2 ou 1/3 de sa valeur. Puis elle augmente, repasse par la normale, et la dépasse ensuite considérablement. » (*Thèse*, p. 278).

Dans les *radiculites*, c'est une « *chronaxie en bande* » (« *gestreifte Chronaxie* »).

Ajoutons que D. A. Markow a décrit enfin une *chronaxie nivel-lante* (« *nivellierende Chronaxie* ») dans la myopathie ; mais c'est dans le chapitre suivant que nous aborderons cette affection.

Il ne faut voir dans tout ceci qu'un effort de représentation ima-gée et l'auteur termine lui-même cette énumération, en mention-nant les formes mixtes et les formes de passage (« *Uebergangs-und gemischter Typus* »). L'intérêt diagnostique de telles distinc-tions n'est cependant pas négligeable et D. A. Markow considère que cette étude chronaxique lui a rendu de grands services dans l'appréciation fine des lésions nerveuses d'affections les plus diver-ses (intoxications, tuberculose, trichinose, rhinosclérome, etc...).

RETENTISSEMENT EXPÉRIMENTAL DE LA LÉSION
D'UN NERF MOTEUR SUR D'AUTRES NERFS MOTEURS

Toute une série de recherches mériteraient d'être mentionnées sur ce sujet particulier.

G. Bourguignon, le premier (1921), a eu le mérite de déceler ce phénomène et de le donner comme preuve de variations de la chro-naxie sans lésion des muscles ni des neurones périphériques, ou plus simplement comme exemple de « répercussions » (*Thèse*, p. 313).

« Les premiers faits de cet ordre que j'ai découverts sont les répercussions des blessures d'un nerf d'un côté sur la chronaxie des points moteurs du côté opposé. Ces variations sont légères et se font tantôt en plus et tantôt en moins. La loi générale, c'est que la réac-tion se montre toujours d'abord dans les muscles innervés par des nerfs de même chronaxie que le nerf blessé. Cette réaction ne fait que rarement défaut. Elle peut s'accompagner de variations de la chronaxie des antagonistes des muscles innervés par le nerf blessé, mais le fait n'est pas constant. Les répercussions appararaissent pendant que la lésion du nerf, malade ou blessé, est en activité ; elles disparaissent quand la lésion est définitivement organisée. Ainsi, chez de nombreux blessés de guerre qui réalisaient de véri-tables expériences, les répercussions, dans le cas de section d'un nerf, existaient tant que le névrome se formait. Quand, au bout de

plusieurs mois, le névrome était définitivement organisé, la répercussion disparaissait et la chronaxie revenait à sa valeur normale dans les muscles et nerfs qui étaient le siège de la répercussion; mais, si le chirurgien intervenait, réséquait le névrome et suturait le nerf, la répercussion reparait et durait autant que le processus de la régénération du nerf et des muscles. »

Nous avons tenu à citer textuellement ce passage, car il donne toute sa valeur à un fait, capital à nos yeux, celui du caractère réellement actif d'un tel retentissement. Il ne s'agit nullement, de toute évidence, d'un trouble déficitaire brutal et stable, mais de l'expression même d'une influence continue à parallélisme parfait autrement dit d'une modalité de subordination.

De multiples recherches complémentaires furent effectuées chez l'animal, dont certaines tendirent à impliquer le rôle d'un facteur humoral intermédiaire.

J. Apostolaki et R. Dériaud (1923), étudiant chez la grenouille, les variations des chronaxies du muscle gastrocnémien et du bout périphérique du nerf sciatique sectionné, vérifièrent l'existence de variations analogues quoique plus légères, au niveau de la patte symétrique saine.

F. Bremer et P. Gérard (1923) tentèrent une comparaison de ces phénomènes chez l'homéotherme et le poïkilotherme.

G. Bourguignon (1923), à propos des deux séries de recherches précédentes, affirma à nouveau que l'augmentation de la chronaxie du côté symétrique d'une énérvation musculaire est un phénomène général. Ce qui varie, c'est la grandeur de la variation, et celle-ci est liée au fait que le ralentissement de la contraction et les modifications histologiques du muscle sont propres aux homéothermes et varient avec la classe.

J. B. Abelous et H. Lasalle (1927-1928), dans trois notes successives, vont faire intervenir un intermédiaire humoral.

Dans leur première communication, ils sectionnent le nerf sciatique d'un lapin et suivent les variations de l'excitabilité du nerf homologue, par la technique percutanée de G. Bourguignon. Ils constatent que la chronaxie baisse du vingtième au trentième jour et redevient normale vers le soixantième. Or, la réaction d'Abderhalden, pratiquée avec une pulpe nerveuse, devient positive vers le vingt-cinquième jour. Ils concluent que le retentissement contrala-

téral est réalisé par voie humorale, grâce à des métabolites engendrés par la dégénérescence wallérienne.

Dans leurs deux notes ultérieures, ils confirment les dates chez le lapin et retrouvent le même phénomène chez le chien (baisse du trentième au trente-cinquième jour, retour à la normale dix jours plus tard). Mais, argument nouveau, le sang d'un animal saigné au moment du minimum chronaxique et réinjecté aussitôt à un second animal, amène une baisse de moitié de la chronaxie chez ce dernier. Par contre, l'injection d'un sérum prélevé chez un animal témoin se montre sans effet. Aussi les auteurs concluent-ils que la variation décrite par G. Bourguignon est réalisée, non par voie nerveuse (répercussion), mais par voie humorale.

En réalité, ces dernières constatations ne nous paraissent pas convaincantes, car elles n'expliquent nullement le caractère fondamental de symétrie. D'autre part, de nombreuses confirmations ont montré que le même phénomène pouvait être réalisé dans des délais qui éliminent toute possibilité d'un trouble métabolique par dégénérescence. Il en sera ainsi des expériences, que nous détaillerons plus tard, de G. Bourguignon et H. Laugier, où les modifications seront obtenues par un facteur d'ischémie passagère ; ce facteur ischémique a même l'avantage d'interdire toute mise en circulation de substances nées localement. Dans ce cas également, le caractère de réversibilité parfaite et immédiate du phénomène impose l'idée d'un mécanisme de subordination nerveuse.

PROBLÈME D'UNE PRÉVALENCE ENTRE SUBORDINATION
CENTRALE ET SUBORDINATION PÉRIPHÉRIQUE

Au point actuel de notre exposé, nous pourrions tenter le bilan des constatations faites à chaque étage du système nerveux cérébro-spinal sur les relations réciproques entre neurone moteur périphérique et centres cérébro-spinaux. Dans les chapitres prochains nous verrons, d'autre part, de nouvelles modalités de subordination entre le même neurone et le système sympathique et même l'équilibre humoral et circulatoire. Mais dès maintenant nous mentionnerons un problème, situé en quelque sorte sur un autre plan, mais d'un intérêt tel que nous ne pouvons le passer sous silence.

Étant donné le balancement des phénomènes de subordination des centres sur la périphérie et des incitations continues de la périphérie sur les centres, y a-t-il prévalence de l'une ou de l'autre influence ?

Le problème est de haute importance : il revient à cette autre question : « y a-t-il primauté de la fonction sur la structure ? », question à laquelle G. Bourguignon, par ses travaux, a toujours répondu affirmativement quoique d'une manière implicite. Un aspect différent du même problème a été abordé, par une autre voie, en 1928, par P. Weiss avec sa théorie de « *Erregungsspezifität und Erregungsresonanz* ». Nous n'entreprendrons point l'exposé de celle-ci, qui ne comporte d'ailleurs aucune recherche chronaxique, et nous renverrons à son sujet, à l'importante monographie publiée par cet auteur dans *Ergebnisse der Biologie*.

Ayant voulu personnellement aborder ce problème, il y a quelques années, mais n'ayant pas encore actuellement la possibilité de donner aucun résultat, contentons-nous ici, de montrer comment la méthode chronaxique nous avait paru, et nous paraît, pouvoir fournir peut-être quelques arguments.

Tout d'abord précisons une précaution. Le problème est certainement différent chez l'être adulte et chez l'être en voie de croissance ; le problème, chez le sujet arrivé à l'équilibre de la maturité, est *a priori* (?) le moins compliqué des deux.

Cette remarque faite, deux directions d'utilisation des ressources chronaxiques nous paraissent indiquées.

En premier lieu, la pratique des greffes nerveuses pourrait être d'un certain intérêt. Dans la thèse de M. Blondin (1928), figurent quelques mesures faites par A. et B. Chauchard, mais elles sont trop restreintes. D'autre part, l'intérêt ne réside pas dans les greffes proprement dites, mais dans les transplantations nerveuses motrices. Dans ces conditions, en effet, on espère, en cas de régénération, tirer un avantage pratique du conflit suscité entre l'activité normale des centres supérieurs et l'organe moteur paralysé. Si la réussite opératoire est acquise, l'étude des variations de l'excitabilité pourrait montrer si la chronaxie finalement obtenue marque le triomphe de la fonction centrale ou de la fonction périphérique.

A ce point de vue, nous ne pouvons faire état que de constatations rarissimes et, en quelque sorte, épisodiques (pas de mesures suivies).

G. Bourguignon (1920) a mesuré, malheureusement très longtemps

après l'opération, la chronaxie du nerf facial, chez un sujet à qui P. Lecène avait fait une anastomose hypoglosso-faciale. Les premiers mouvements de la face étaient réapparus huit mois après l'intervention, mais le malade ne pouvait contracter le territoire du facial qu'en totalité et non en partie ; par ailleurs, la paralysie partielle de la langue ne gênait pas le sujet, mais il est important de retenir que c'était le mouvement de la langue dans la bouche fermée qui entraînait une contraction involontaire de tout le territoire du facial ; c'est ce subterfuge que le sujet utilisait pour mouvoir sa face, et ce qu'il y avait de volontaire dans tout ceci se réduisait à l'impulsion donnée à la langue.

Par ailleurs, au point de vue de l'électro-diagnostic, il y avait naturellement réaction de dégénérescence dans l'hémilangue correspondante, mais celle-ci faisait défaut dans le territoire du facial. Au point de vue chronaxique, les branches supérieures et inférieures du facial avaient acquis la même chronaxie ; l'écart normal avait disparu et les muscles correspondants d'antagonistes étaient devenus synergiques (d'où le caractère global de la contraction) ; cette chronaxie était égale à celle de l'hémilangue saine. Le jeu des isochronismes nouveaux nous paraît mériter d'être souligné quant à son parallélisme avec les modalités de la récupération fonctionnelle. Par ailleurs, les deux nerfs faciaux avaient cessé, à leur tour, d'être isochrones, et le sujet ne pouvait rire des deux côtés qu'en réalisant une combinaison voulue.

Que conclure, sinon que la réussite chirurgicale avait été parfaite, au-dessus de tout espoir, que le bénéfice fonctionnel était relatif, mais surtout que la périphérie avait cédé le pas aux centres.

Malheureusement ce document, qui nous semble admirable, se réduit à un seul examen et n'a pas fourni d'éléments de comparaison antérieurs ou postérieurs.

H. V. Kurella (1933) a fait une mention brève et sans précision utilisable, d'un cas concernant une intervention sur un membre inférieur (1).

(1) « Ich konnte einen Fall von Transplantation des Peroneus longus auf den Tibialis anticus untersuchen, wo der Muskel den Chronaxiewert der (intaktgebliebenen) Wadenmuskulatur angenommen hatte, trotzdem aber recht gut fungierte. »

Cette direction de recherches est donc à poursuivre longuement.

La seconde direction est en quelque sorte inverse. Une opération ancienne (1914) du chirurgien anglais Robert Kennedy nous avait été suggérée par L. Lapique, comme intéressante à reprendre à ce point de vue. L'auteur avait, chez le chien, au niveau de la patte antérieure, sectionné et réséqué des fragments de nerfs moteurs, puis suturé ensemble, chez certains animaux les bouts centraux du médian, du cubital et du musculo-cutané aux trois bouts périphériques correspondants ainsi qu'au bout périphérique du radial, chez d'autres animaux, inversement, les quatre bouts périphériques au tronc du radial. Cet auteur avait pu, dans cinq expériences, obtenir de très intéressantes régénérations anatomiques et fonctionnelles.

Nous avons voulu obtenir une réussite de ce genre (dont la difficulté est évidente), en y ajoutant l'étude de l'évolution des chronaxies périphériques et en suivant, d'autre part, l'évolution des chronaxies des points moteurs corticaux correspondants (l'animal étant préalablement trépané du côté opposé, la voûte largement réséquée et la dure-mère suturée aux parties molles pour empêcher la fermeture de la brèche osseuse et permettre à volonté des mesures percutanées des chronaxies corticales). Malheureusement nous ne sommes pas encore en mesure d'apporter des résultats.

Il n'en demeure pas moins que de tels animaux innerveraient par un seul système de fibres nerveuses (extenseur ou fléchisseur) les deux groupes de muscles correspondants. Aussi les variations des deux séries de chronaxies, la valeur finale des chiffres périphériques et corticaux, la disparition éventuelle du centre cortical des extenseurs ou des fléchisseurs, ou leurs métachronoses seraient sans doute des arguments positifs ou négatifs du plus haut intérêt pour ce passionnant problème que nous laissons actuellement, nous l'avouons, pratiquement entier.

CHAPITRE X

MUSCLE STRIÉ ET SUBORDINATION

Il peut sembler étrange de terminer par le muscle strié l'étude du système nerveux cérébro-spinal ; des raisons théoriques et pratiques nous y déterminent.

En théorie, à l'état normal, l'isochronisme neuro-musculaire a, pour nous, la signification profonde d'une subordination. Après une interruption du nerf, la dégénérescence wallérienne équivaut à libérer le muscle de cette subordination entretenue par le nerf ; le muscle strié régresse alors progressivement vers un état embryonnaire aussi bien histologique que chronaxique. Une courte mention concernant cette dégénérescence musculaire ne sera donc pas déplacée ici.

Au point de vue *neurologique*, d'autre part, nous tenions à ne pas paraître négliger quelques documents pathologiques concernant certaines affections, comme les myopathies, la maladie de Thomsen, la myasthénie, affections classiquement rangées dans le groupe des maladies primitives du muscle. En réalité, depuis une quinzaine d'années, une tendance inverse tend à se développer à leur sujet, et le rôle de lésions végétatives centrales ou de perturbations endocrino-végétatives est tenu par certains (Ch. Foix et J. Nicolesco) comme le *primum moriens* des troubles de la contraction musculaire. Si l'on ajoute encore les relations que les travaux de Meyerhof et de ses collaborateurs nous permettent d'entrevoir entre l'excitabilité d'un muscle et les processus métaboliques dont il est le siège, et surtout les discussions sans cesse renouvelées, sur la participation

du sympathique à l'innervation normale du muscle strié, on trouvera finalement assez justifié d'utiliser précisément cette brève mention de documents chronaxiques concernant le muscle strié, comme chapitre de passage entre système nerveux cérébro-spinal et système nerveux végétatif.

LE MUSCLE DANS LA DÉGÉNÉRESCENCE WALLÉRIENNE

Il ne saurait être question de reprendre ici l'ensemble de la question : en particulier pour tous les travaux fondamentaux de L. et M. Lapicque nous renvoyons au chapitre consacré, au début de ce livre, à l'isochronisme neuro-musculaire.

Par contre, nous n'avons pas encore fait mention des travaux de G. Bourguignon à ce sujet. Cet auteur a particulièrement contribué à l'étude de la dégénérescence musculaire, et a montré le parallélisme entre l'élévation de la chronaxie et les modifications de la secousse musculaire. Empruntons-lui le résumé suivant (*Titres et travaux*, p. 107) :

« Dans la dégénérescence, quand il n'y a encore aucune altération de la contraction, la chronaxie diminue d'abord jusqu'à $\frac{1}{3}$ de la normale, puis augmente jusqu'à 2 à 3 fois la normale ; quand la contraction est très légèrement ralentie, la chronaxie atteint de 5 à 10 fois la normale ; quand la contraction est plus lente, mais sans avoir encore une lenteur caractérisée, la chronaxie va de 10 fois la normale à 87 ou 97 ; enfin, quand la lenteur est franchement caractérisée, la chronaxie est de 107 à 407 au maximum, inférieure toujours à la plus petite chronaxie des muscles myotoniques.

« Lorsque l'augmentation de la chronaxie est inférieure à 10 fois la normale, on ne peut l'exprimer qu'en fonction de la valeur normale, mais, quand la lésion est plus importante, la pathologie efface les différenciations physiologiques et la valeur maxima que peut atteindre la chronaxie est la même pour tous les muscles, quelle que soit la chronaxie normale.

« Il y a donc un rapport net entre la forme de la contraction et la chronaxie, qu'on peut représenter dans le tableau suivant :

Forme de la contraction	Chronaxie
Contraction restée vive dans tous ses éléments.	{ Du 1/3 de la chronaxie normale à 3 fois la chronaxie normale.
Ralentissement de la décontraction	{ De 5 à 15 fois la chronaxie normale.
Lenteur légère révélée seulement par l'abaissement du seuil du galvanotonus, associé à un début brusque.	{ De 10 fois la chronaxie normale à 9 σ .
Contraction lente	De 9 σ à 20 σ .
Contraction très lente	De 20 σ à 40 σ .
Contraction myotonique	De 40 σ à 80 σ .

« Outre le rapport de la chronaxie avec la forme de la contraction, ce tableau montre que la chronaxie révèle la dégénérescence au début, avant qu'aucune modification qualitative ne se soit produite.

« Au niveau des nerfs, ce n'est qu'exceptionnellement que la chronaxie s'écarte beaucoup de la normale; de deux choses l'une : ou il y a encore des fibres musculaires excitables par le nerf et la chronaxie du nerf ne dépasse pas 3 à 6 fois la normale, ou il n'y a plus de fibres musculaires excitables par le nerf et son excitation est inefficace.

« Si les muscles étaient toujours lésés dans leur totalité, la question serait extrêmement simple : toutes les fibres qui composent un muscle auraient la même chronaxie et elles seraient toutes inexcitables par le nerf. Ce cas se réalise, mais c'est certainement le plus rare : c'est celui de la *dégénérescence totale*, qui n'est réalisée que par la section ou la lésion de toutes les fibres nerveuses destinées au muscle.

« Dans la majorité des cas, comme il arrive d'ailleurs dans tous les organes, la lésion ne porte que sur une partie soit des fibres nerveuses, soit des fibres musculaires. Il en résulte, dans le muscle, un mélange de fibres saines et de fibres plus ou moins altérées : c'est ce qu'on trouve dans tous les cas de maladies musculaires primitives et dans la majorité des cas de dégénérescence wallérienne, ce qui réalise la *dégénérescence partielle*. Les fibres musculaires saines ou peu altérées restent excitables par le nerf et ont une chronaxie petite, soit normale, soit très légèrement augmentée ou diminuée. La chronaxie du nerf reste normale ou très voisine de la

normale ; il est clair qu'on ne mesure alors que celles des fibres nerveuses qui sont respectées par la lésion. La contraction que l'excitation de ces fibres nerveuses détermine reste une contraction vive.

« Dans le muscle on trouve un mélange de contractions vives et de contractions lentes et au moins deux chronaxies. C'est par excitation longitudinale qu'on trouve la chronaxie des fibres lentes et par l'excitation du point moteur qu'on trouve la chronaxie des fibres vives, les seules restées excitables par le nerf. Il faut seulement faire attention d'obtenir une contraction de même forme pendant la recherche de la rhéobase et pendant celle de la chronaxie. Faute de cette précaution, on trouve une troisième chronaxie qui est fautive et est intermédiaire à celle des fibres vives et à celle des fibres lentes.

« L'étude de la chronaxie permet donc de donner une définition plus exacte de la dégénérescence totale et partielle qu'on ne l'a fait jusqu'ici et montre que ces termes doivent s'entendre dans le sens de *répartition* du processus pathologique à la *totalité* ou à une *partie* des fibres musculaires, comme le voulaient Vulpian et Wernicke, et non dans celui de *degré* de la dégénérescence comme le voulait Erb. *Le degré de la dégénérescence est révélé seulement par la valeur de la chronaxie.*

« L'isochronisme des fibres nerveuses et des fibres musculaires étant la condition essentielle de l'excitabilité des fibres musculaires par le nerf, j'ai distingué deux sortes d'inexcitabilité du nerf :

« 1° L'inexcitabilité réelle, résultant de la mort des cylindraxes ;
2° l'inexcitabilité apparente traduisant l'hétérochronisme du nerf et du muscle. Nous n'avons malheureusement actuellement aucun moyen de les distinguer chez l'homme, de sorte que l'on doit toujours être très réservé dans ses conclusions et dire non pas : « le nerf est inexcitable » mais : « le muscle est inexcitable par son nerf ». C'est dans l'étude clinique et surtout dans l'ancienneté de la lésion que l'on pourra trouver des arguments en faveur de l'une ou l'autre des deux hypothèses. »

J. Apostolaki et R. Dériaud (1925), comme nous l'avons déjà mentionné, avaient effectué une étude de ce genre chez la grenouille. Ils trouvèrent que la chronaxie du bout périphérique du sciatique sectionné baisse, pour devenir inexcitable, en neuf à dix jours. Au contraire, la chronaxie du gastrocnémien n'augmente nettement qu'à

partir du vingtième au trentième jour et n'atteint que quatre à cinq fois la valeur normale (même après 4 mois).

A la température de 25-28°, les variations sont identiques, si ce n'est qu'elles s'effectuent plus rapidement.

Il y a donc une différence certaine de degré entre la dégénérescence du muscle strié chez l'homme et chez la grenouille. Le muscle de ce dernier animal paraît, en quelque sorte, un peu moins prisonnier de la subordination entretenue par le nerf. Réservons le problème concernant la non-identité possible de l'innervation du muscle strié chez ces deux espèces si lointaines, en particulier au point de vue de la participation éventuelle du système végétatif.

AFFECTIONS MUSCULAIRES DITES PRIMITIVES

MYOPATHIES. MYOPATHIE MYOTONIQUE. MYOTONIE. — Par l'étude chronaximétrique, G. Bourguignon est arrivé à une synthèse très intéressante concernant les myopathies proprement dites, la myopathie myotonique ou maladie de Steinert et la myotonie ou maladie de Thomsen. Empruntons-lui encore le résumé suivant (*Titres et travaux*, p. 101) :

« La chronaxie donne donc une caractéristique très nette des affections musculaires primitives.

« Or, de même qu'on trouve la contraction myotonique dans les trois affections musculaires primitives qu'on considérerait comme indépendantes, de même on y trouve la même chronaxie de 40 à 80 τ . Cette chronaxie élimine d'ailleurs par sa grandeur toute idée d'origine centrale des myopathies émise par certains auteurs.

« Sur ces faits, j'ai basé la conception suivante :

« Il y a une seule maladie musculaire primitive à laquelle on doit donner le nom général de « Myopathie ».

« Cette affection peut évoluer sous trois modes et, par conséquent, affecter différentes formes.

« Si l'évolution est rapide, l'atrophie se produit rapidement et on trouve peu de muscles myotoniques ; c'est la *forme aiguë*, qui correspond au type de *myopathie atrophique*.

« Si l'évolution est lente, l'atrophie ne se produit pas ou très tardivement et on trouve beaucoup de muscles myotoniques : c'est la

forme chronique qui correspond au type de la *maladie de Thomsen*.

« Si l'évolution est d'une rapidité intermédiaire entre les deux, l'atrophie se produit plus vite que dans la *forme aiguë* ou *myopathie atrophique*, plus lentement que dans la *forme chronique* ou *maladie de Thomsen*, et on trouve à la fois des muscles atrophiés et pas mal de muscles atrophiés et pas mal de muscles myotoniques : c'est la *forme subaiguë* qui correspond à la *myopathie myotonique* ou *myotonie atrophique*.

« Cette manière d'envisager les choses permet de comprendre toutes les associations et toutes les formes cliniques et intermédiaires décrites sous différents noms.

« C'est grâce, d'une part, à ma découverte de la contraction myotonique dans la totalité des cas de myopathie (actuellement 66 cas) que j'ai examinés, et, d'autre part, à celle de l'égalité de la chronaxie dans les différentes formes de la maladie musculaire primitive, que cette synthèse est possible.

« La chronaxie, d'un intérêt théorique indiscutable pour l'étude de la pathogénie de ces affections, prend en outre une grande valeur diagnostique, puisqu'aucune autre affection n'a de chronaxie atteignant 40 σ à 80 σ .

« Mes résultats démontrent en outre, que le rapprochement que j'avais fait au point de vue physiologique entre la contraction lente de la dégénérescence et la contraction myotonique est légitime et que la contraction myotonique n'est qu'une contraction lente, exceptionnellement lente.

« La loi du rapport de la chronaxie avec la durée de la contraction, que Lapicque a découverte en physiologie, se retrouve donc en pathologie.

« Enfin, ces faits permettent de comprendre que, à côté des muscles myotoniques, on trouve des muscles simplement lents, analogues à ceux de la dégénérescence.

« Entre la lenteur et la myotonie, il n'y a qu'une différence de degré ; mais le degré de lenteur le plus grand n'est pas réalisé par la dégénérescence wallérienne, mais seulement par les lésions musculaires primitives. »

Cette synthèse ne paraît pas avoir entraîné, en Allemagne, une adhésion complète, et différentes réserves ont été faites à ce point

de vue au XXI^e Congrès des Neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932).

D'autre part, D. A. Markow (1932), ayant examiné douze myopathiques, a confirmé la possibilité de trouver une chronaxie normale sur le nerf et une grande chronaxie sur le muscle, ainsi que la prédominance de cette élévation des chronaxies dans les segments proximaux. Il n'a pas retrouvé, par contre, des valeurs limites aussi élevées que G. Bourguignon.

Nous ne détaillerons pas ici les constatations faites par cet auteur, de même que par St. Weisz et d'autres, au cours du traitement des myopathies par l'adrénaline, la pilocarpine, etc... Ceci trouvera mieux sa place dans un chapitre ultérieur, avec le problème général de l'influence du système végétatif sur le muscle strié.

MYASTHÉNIE. — Quoique la pathogénie de la myasthénie soit certainement encore plus complexe et quoiqu'elle s'apparente intimement avec le problème de la fatigue musculaire et non avec celui de la subordination normale, nous mentionnerons ici les documents, d'ailleurs peu nombreux, concernant la chronaxie dans cette affection.

G. Bourguignon a étudié des sujets myasthéniques dès 1925 et a donné une première série de résultats en 1928 (dans la thèse de P. Bourgeois). Il a cherché, d'une part, l'influence sur la chronaxie des excitations répétées, en faisant des mesures en série pendant trente à soixante minutes ; d'autre part, il a mesuré la chronaxie après fatigue du muscle sans production de travail extérieur, en faisant passer, pendant deux à cinq minutes, un courant faradique téтанisant, d'intensité à peine supérieure au seuil.

Dans ces conditions, il constate que la chronaxie, est dans la myasthénie, nettement instable, et qu'elle augmente très rapidement après excitations répétées. Elle paraît ensuite diminuer ; en réalité il s'agit là d'une illusion, qui tient à ce que les fibres fatiguées cessent de répondre, tandis que des fibres moins malades répondent à leur tour. Ainsi apparaît l'interprétation chronaxique du phénomène qualitatif qu'est la réaction myasthénique de Jolly.

D. A. Markow (1932) a simplement signalé, dans un cas, une augmentation de la chronaxie musculaire, déjà nette au repos, mais croissant rapidement lors de la répétition des excitations.

G. Perémy (1932) a repris plus récemment la question, en donnant la bibliographie très complète. Pour lui, le muscle myasthénique a toujours une chronaxie augmentée, l'augmentation étant d'autant plus nette qu'il s'agit, d'une part, d'un muscle à chronaxie normale déjà élevée et, d'autre part, d'un muscle présentant une faiblesse plus marquée.

L'influence de l'adrénaline a été également étudiée par cet auteur qui a montré que son action porte surtout sur les chronaxies anormalement élevées et modifie l'hétérochronisme neuro-musculaire. C'est ce dernier point, comme nous l'avons dit, qui obligera peut-être à intégrer le problème pathologique des maladies musculaires, dans celui de la subordination du système végétatif sur le muscle strié.

TROISIÈME PARTIE (suite)

B. — SYSTÈME VÉGÉTATIF

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Au moment d'aborder l'étude des phénomènes de subordination dans le domaine végétatif, deux remarques nous paraissent devoir être formulées.

D'une part, le terme de système végétatif, terme aussi imparfait que commode, connaîtra pour nous une compréhension large. Loin de nous limiter strictement aux influences du système nerveux autonome ou involontaire proprement dit (sympathique et parasympathique), nous aurons souvent à chercher des sources de subordination jusque dans le domaine des glandes endocrines et dans celui des caractéristiques humorales, en bref jusque dans le milieu intérieur.

Inversement, en ce qui concerne les effets des subordinations, nous centrerons notre effort, comme nous l'avons dit au début, sur la mise en évidence des mécanismes subordonateurs concernant les fonctions de relation. Le domaine où s'exerce le contrôle du système végétatif est immense et quelques parties seulement connaissent un début d'exploration. Ceci est particulièrement vrai en ce qui concerne le contrôle viscéral et nous nous contenterons, à ce point de vue, de citer l'aperçu suivant [H. Fischgold, J. Lefebvre et J. Bernard (1936)], en soulignant encore une fois que toute métachronose, après action pharmacodynamique, ne veut nullement dire subordination proprement dite. Nous pouvons ajouter, d'ailleurs, que L. Lapicque se pro-

pose de donner au terme de métachronose une définition en quelque sorte physiquement précise.

« L'excitabilité du système nerveux végétatif se modifie dans certaines conditions, surtout en ce qui concerne la chronaxie. Ces modifications (métachronoses) ont été étudiées par L. Lapicque.

« La faradisation du vague modifie la chronaxie du ventricule cardiaque en la diminuant de moitié. Ce pouvoir métachronotique est communiqué au liquide de perfusion. La faradisation du sympathique produit au contraire un allongement de la chronaxie du cœur ; on a trouvé les mêmes modifications sur la chronaxie de l'estomac de grenouille. L'excitation subliminaire du sympathique diminue la chronaxie de la rate ; elle diminue aussi le temps de sommation du système corde du tympan-glande sous-maxillaire.

« Grâce à ces notions nouvelles, on a pu étudier l'action des divers agents pharmacodynamiques.

« Ainsi l'*adrénaline* diminue la chronaxie du nerf splanchnique, du nerf splénique et de la rate ; elle diminue aussi le temps de sommation « nerf splénique-rate », « corde du tympan-glande sous-maxillaire ».

« La *vagotonine* ne modifie pas la chronaxie du nerf splanchnique, mais diminue le temps de sommation et aplatit la courbe des fréquences de la composante cardio-moderatrice du nerf de Hering.

« L'*histamine* ne modifie pas les lois de sommation du vague, diminue la chronaxie du vague abdominal et augmente la chronaxie du vague inhibiteur cardiaque.

« L'*atropine* détermine un aplatissement de la courbe des intervalles du vague (arrêt du cœur), mais n'agit pas sur sa chronaxie ; elle paraît diminuer la chronaxie des nerfs vaso-constricteurs du rein, et augmenter le temps de sommation du système « corde du tympan-glande sous-maxillaire ».

« La *pilocarpine* diminue le temps de sommation de la « corde du tympan-glande sous-maxillaire ».

« La *nicotine* agissant sur le même système diminue de moitié la chronaxie de la corde du tympan, augmentant l'hétérochronisme entre la fibre nerveuse et la glande ; cette augmentation de l'hétérochronisme se traduit par une augmentation considérable du temps de sommation succédant à une légère diminution.

« On peut donc, par ces procédés, préciser si le poison agit sur le nerf ou sur l'organe d'aboutissement. »

Pour maints détails, renvoyons simplement au rapport de L. Lapicque « Excitants et paralysants dans le domaine du système nerveux autonome », au Congrès de Nancy de l'Association des physiologistes (*Ann. de physiol. et de physicochim. biol.*, 1934, X, p. 555).

CHAPITRE XI

SUBORDINATION ENTRE SYSTÈME VÉGÉTATIF ET NEURONE SENSITIF PÉRIPHÉRIQUE

C'est essentiellement dans les travaux de langue allemande que figurent les documents concernant cette question ; ils témoignent spécialement d'une belle activité, parallèle mais parfois contradictoire, des écoles de Leipzig (J. D. Achelis), d'Innsbruck (E. Th. von Brücke) et de Breslau (H. Altenburger). Ce dernier auteur, seul ou en collaboration avec O. Foerster et surtout avec F. W. Kroll, a édifié un ensemble remarquablement cohérent, tant d'ailleurs au point de vue des chronaxies sensibles qu'au point de vue des chronaxies motrices.

RECHERCHES DE O. FOERSTER, H. ALTENBURGER ET F. W. KROLL, SUR LA SYMPATHECTOMIE ET LES ACTIONS PHARMACODYNAMIQUES CHEZ L'HOMME (1929). — Dans ce premier mémoire, furent mises en évidence les précisions suivantes :

La *sympathectomie* entraîne une baisse des chronaxies sensibles cutanées (sans que la rhéobase se modifie sensiblement), dans le territoire intéressé par l'intervention et dans ce territoire seul. Citons un seul exemple, celui d'une résection de la chaîne sympathique cervicale gauche et des plexus péricarotidiens correspondants (mesures faites quatre semaines après l'intervention).

		CÔTÉ GAUCHE	CÔTÉ DROIT
Jambe	{ Point de tact. . . .	0 σ 17	0 σ 17
	{ Point de douleur . . .	0 σ 25	0 σ 24
Nuque	{ Point de tact. . . .	0 σ 12	0 σ 20
	{ Point de douleur . . .	0 σ 30	0 σ 42
Oreille (tragus)	{ Point de tact. . . .	0 σ 09	0 σ 15
	{ Point de douleur . . .	0 σ 18	0 σ 30

On voit de la manière la plus nette, qu'au niveau de la jambe les deux catégories de chronaxies sont normales et égales des deux côtés. Au niveau de la nuque et de l'oreille, aux valeurs normales du côté sain (droit), s'opposent des valeurs abaissées (d'un tiers au moins) du côté sympathectomisé (gauche).

A cette date, les auteurs peuvent faire état de deux cas chirurgicaux et d'un cas médical de ce genre.

O. Foerster, H. Altenburger et F. W. Kroll cherchent alors à obtenir des modifications comparables grâce à des actions sympatho- ou parasymphatho-mimétiques ou antagonistes. Ils obtiennent les résultats suivants :

Adréraline : augmentation du double ou du triple.
 Choline : baisse de moitié ou du tiers.
 Pilocarpine, physostigmine : baisse (très passagère).
 Atropine, scopolamine : augmentation.
 Tartrate d'ergotamine : baisse.
 Extrait thyroïdien : baisse.
 Extrait parathyroïdien : augmentation.
 Extrait ovarien : baisse.
 Corps jaune : augmentation légère.
 Extrait post-hypophysaire : baisse.
 Insuline : baisse.
 Chlorure de calcium : augmentation.
 Chlorure de potassium : baisse.

Différentes recherches complémentaires, sur l'intervention éventuelle d'un facteur vasculaire (vaso-constriction ou vaso-dilatation), ou sur l'effet de la seule injection de contrôle de sérum salé physiologique, démontrent que les phénomènes précédents ressortissent bien à des modifications directes d'excitabilité.

C'est dans ces conditions que O. Foerster, H. Altenburger et

F. W. Kroll dressent, pour les sensibilités cutanées, le tableau suivant, dont ils devaient par la suite donner l'homologue pour les chronaxies optiques (Voir le précédent chapitre VII) :

HYPOEXCITANTS	HYPEREXCITANTS
Stimulation sympathique Adrénaline Atropine, scopolamine Chlorure de calcium. Extrait parathyroïdien Corps jaune.	? Choline, Pilocarpine, Physostigmine Tartrate d'ergotamine Chlorure de potassium Extrait thyroïdien Extrait ovarien Extrait post-hypophysaire Insuline.

Il reste, comme on l'aperçoit, une case vide en tête de la colonne des hyperexcitants, en regard du sympathique. Nous verrons, dans le chapitre suivant, comment cette case sera comblée pour le neurone moteur périphérique.

Enfin, un fait important sera ajouté : quand est supprimée l'influence du sympathique, les agents pharmacodynamiques précédents exercent une action inverse : (« *Umkehrreaktionen* ou *paradoxe Reaktionen* »). Le phénomène est très net quand on compare les variations sur un côté sain et sur un côté symétrique sympathectomisé, comme dans l'expérience ci-contre faite avec la pilocarpine (fig. 13).

RECHERCHES DE J. D. ACHELIS ET DE SES COLLABORATEURS (1930). — De son côté, J. D. Achelis a donné, en 1930, un mémoire d'ensemble, résumant toute une série de recherches faites par lui-même et par ses collaborateurs (H. Rothe, 1927 ; D. Jaschwili, 1927 ; Th. Johannes, 1930). Il a réussi à mettre en évidence plusieurs exemples de métachronose (« *Umstimmung* ») sensitive sous l'influence de phénomènes végétatifs. Par contre, le

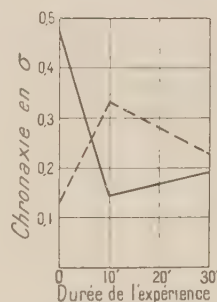


Fig. 13. — Epreuve à la pilocarpine (0 g. 05 sous-cutané) ; chronaxie du côté sain en trait plein ; chronaxie du côté sympathectomisé en pointillé

(D'après O. FOERSTER, H. ALTENBURGER et F. W. KROLL).

sens des variations sera en partie en contradiction avec les constatations des auteurs précédents (1). Nous en verrons plusieurs raisons, mais ce qui restera finalement confirmatif, résidera dans le fait même de la possibilité, de telles « *Umstimmungen* ».

Rappelons déjà, qu'au point de vue technique, les mesures de J. D. Achelis, exprimées en μF . ont un sens très spécial (voir le chapitre VII). D'autre part, ses excitations, chez l'homme, porteront toujours sur les troncs nerveux et non sur les récepteurs cutanés; la sensation sera donc la sensation irradiée décrite par G. Bourguignon.

Quoi qu'il en soit, J. D. Achelis met, tout d'abord, en évidence des « *lokale Umstimmungen* ».

Ainsi dans l'érythème par rayons ultra-violets, au cours de dix-sept mesures, faites chez dix sujets, il constate, avec H. Rothe, que l'excitabilité sensitive est modifiée pendant le stade de latence de l'érythème (allongement de son facteur de temps). Certains faits observés chez le lapin, au niveau de l'oreille, plaident dans le même sens.

De même, les modifications sont nettes dans la stase et l'hyperémie réactionnelle (dont G. Bourguignon et H. Laugier avaient montré, comme nous le verrons, l'influence sur la chronaxie motrice).

Chez neuf personnes, à trente-deux reprises, une stase fut réalisée au niveau du bras, pendant sept à quinze minutes. Mesuré sur un filet nerveux sensitif de l'avant-bras, le facteur de temps s'allonge également; citons simplement quelques chiffres d'une expérience :

Avant	.	.	.	.	.	.	.	.	0,024 μF .
Après 4	minute de compression	.	.	.	.	.	.	.	0,022 μF .
Après 5	»	.	.	.	.	.	.	.	0,028 μF .
Après 6	»	.	.	.	.	.	.	.	0,025 μF .
Après 17	»	.	.	.	.	.	.	.	0,027 μF .
		.	.	.	.	.	.	.	0,045 μF .

Après cessation de la compression, le retour à la normale s'effectue en dix minutes.

Au niveau du bras opposé s'observe une variation symétrique (2).

(1) « Jeder Steigerung des Sympathicustonus entspricht eine Verkürzung der sensiblen Chronaxie, jeder Herabsetzung eine Chronaxieverlängerung ».

(2) « Die Kurven für beide Arme erscheinen dann fast spiegelbildlich ».

Ceci prouve qu'il ne s'agit pas simplement d'un phénomène d'asphyxie (« *Erstickung* ») du nerf.

Il en est de même lors d'*érythème calorique*, par bain chaud du bras, les mesures étant faites dans une zone cutanée sus-jacente. Quelques minutes après l'apparition de la sensation de chaleur, se produit un allongement (double) du facteur de temps. Un second bain chaud n'entraîne plus de modification nette.

A titre de contrôle, trois sujets subissent une série d'incisions cutanées douloureuses; celles-ci ne font pas varier sensiblement les chiffres; J. D. Achelis en déduit que ce n'était pas un facteur sensitif direct qui jouait un rôle dans les expériences précédentes.

Enfin, des *changements de la température cutanée*, par réchauffement ou refroidissement légers n'entraînant pas de réactions vasomotrices, causent des variations mais différentes selon les individus.

Dans la dernière partie de son mémoire, J. D. Achelis recherche et trouve de semblables variations au cours de *réactions générales de l'organisme* (« *Allgemeinreaktionen* »), telles celles concernant le métabolisme de l'eau et la régulation de la température. L'auteur voit là une mise en branle des centres végétatifs d'encéphaliques.

Au total, de telles variations de l'excitabilité sensitive dépendent de multiples fonctions nerveuses (1). Mais, en tous cas, la possibilité de leur existence est démontrée.

RECHERCHES DE E. TH. VON BRÜCKE ET E. KRANNICH (1931) SUR L'EXCITATION DU SYMPATHIQUE. — Dans un important mémoire des *Pflüg. Arch.*, intitulé « *Ueber den Einfluss des Sympathicus auf die Sensibilität* », ces auteurs ont apporté, tout d'abord, une longue revue critique, très intéressante à consulter, des travaux antérieurs concernant l'action du sympathique sur le système cérébro-spinal (2). Soulignant le fait que toutes ces recherches utilisaient exclusivement des troubles sympathiques à sens déficitaire, ils tentent, au contraire, l'analyse des effets d'excitation du sympathique.

Dans ce but, ils étudient, chez la grenouille, la chronaxie sensitive révélée par le réflexe de flexion des orteils d'une patte posté-

(1) « Die sensible Umstimmung ist also in der Tat Teilglied verschiedener Funktionen des Nervensystems ».

(2) E. Th. von Brücke a consacré parallèlement, à une étude d'ensemble, une monographie in *Ergebn. der Physiol.* (1932).

rière. Dans huit cas sur dix ils constatent, après excitation de la chaîne sympathique, que cette chronaxie baisse sans que la rhéobase se modifie; ils ne constatent jamais d'augmentation. Ils en déduisent que l'excitation du sympathique entraîne un effet d'hyperexcitabilité sur la sensibilité périphérique.

A titre de contrôle, ils pratiquent la sympathectomie d'une patte et constatent que la chronaxie sensitive reste identique au niveau de la patte opérée comme au niveau de la patte saine.

Dans ces conditions, le fait que la chronaxie change et non la rhéobase, leur paraît en faveur d'une « *Umstimmung* » du nerf sensitif périphérique ou des récepteurs cutanés.

EXPÉRIENCES DE RYOKICHI TSUJI CHEZ LE CHAT DÉCÉRÉBRÉ (1931). — Ces expériences, faites à l'instigation et sous la direction de E. Th. von Brücke, constituent la suite logique des précédentes et visent le point de savoir si l'influence du sympathique porte sur le nerf ou sur les récepteurs cutanés (1).

Pour éclairer ce point, R. Tsuji recherche, chez le chat décérébré, l'influence éventuelle de l'excitation du sympathique sur la chronaxie du bout central d'un nerf sciatique sectionné. La technique suivie correspond à celle employée par E. Th. von Brücke et E. Krannich (1931), mais le seuil observé est très spécial, c'est le degré d'inhibition (« *Hemmung* ») que montrait le tonus du quadriceps ipsilatéral (dont les variations de tension étaient enregistrées graphiquement; il s'agit donc ici d'un réflexe inhibiteur.

Dans ces conditions, R. Tsuji commence par confirmer les résultats de E. Th. von Brücke et E. Krannich; sur treize chats, onze

(1) « Es blieb dabei die Frage offen, ob in diesen Versuchen die Erregbarkeit der Hautreceptoren oder der sensiblen Nervenfasern selbst sympathisch gesteigert wurde. Eine Erregbarkeitssteigerung der Receptoren wäre durch eine sympathische Beeinflussung der Haut-Sinnesorgane leicht verständlich. Einen wesentlich komplizierteren Mechanismus müssen wir aber abnehmen wenn sich — wie z. B. in Versuchen von Achelis und seinen Mitarbeitern — eine sympathische Erregbarkeitssteigerung des sensiblen Nerven selbst nachweisen lässt ».

« La question reste ouverte, de savoir, si, dans ces recherches, c'est l'excitabilité des récepteurs cutanés ou celle des fibres nerveuses sensitives qui est augmentée par le sympathique. Une hyperexcitabilité des récepteurs cutanés, par influence du sympathique sur les organes des sens de la peau, serait facile à comprendre. Mais il nous faudrait envisager un mécanisme beaucoup plus compliqué, si, comme dans les recherches d'Achelis et de ses collaborateurs, c'est une hyperexcitabilité du nerf sensitif lui-même qui se révèle. »

montrèrent, lors de l'excitation du sympathique, une baisse de moitié de la chronaxie sensitive. Par ailleurs, neuf chats sur douze purent de constater un renforcement du tétanos réflexe pendant la même excitation du sympathique; chez deux chats, enfin, il y eut atténuation, et chez un chat, il n'y eut aucune modification de ce tétanos.

Prenant alors en considération les exceptions aux résultats précédents, c'est à dire les cas rares ayant montré un allongement de la chronaxie sensitive et un affaiblissement du tétanos réflexe, l'auteur admet qu'il y avait eu alors excitation des fibres parasympathiques spinales (au sens de Ken Kuré).

Au total, ces influences végétatives jouent peut-être, mais pour une petite part, grâce à des phénomènes indirects d'ordre vasomoteur, mais elles jouent avant tout — et c'est là la réponse à la question posée au début — grâce à une action directe sur le nerf sensitif périphérique.

Ajoutons qu'en 1933, E. Th. von Brucke, A. Auersperg et E. Kranich ont constaté que la chronaxie sensitive du réflexe des muscles du pavillon de l'oreille, déclenché chez le chat par excitation du bout central du nerf auriculo-temporal, n'avait baissé pendant l'excitation du sympathique, que chez un animal sur sept.

EXPÉRIENCE DE J. G. DUSSER DE BARENNE CHEZ LE CHAT SYMPATHECTOMISÉ (1931). — Il s'agit, en réalité, d'expériences anciennes mais inédites, et, quoique ne comportant aucune mesure de chronaxie, elles sont intéressantes à rapprocher.

Sur huit chats ayant subi une sympathectomie abdominale et observés longtemps après l'opération, l'auteur a constaté, dans six cas, au niveau des téguments de la partie postérieure du tronc et de la patte postérieure ipsilatérale, une hyperesthésie tactile et une hyperalgésie. Il y voit la signature d'une relation fonctionnelle entre le système autonome et les sensibilités cutanées, et il conclut également que la relation est directe et ne procède pas d'un facteur intermédiaire circulatoire.

La même conclusion générale a été développée, par la suite, par A. Tournay à propos de ses expériences personnelles, dans un mémoire (ne comportant pas de mesures chronaxiques) publié dans le *Journ. de Psychologie* (1932).

De l'ensemble des travaux précédents se dégage, d'une part, la certitude d'une subordination de la sensibilité périphérique à l'activité du système végétatif, spécialement du sympathique. Mais, d'autre part, le sens même des variations comporte des incertitudes et des contradictions qui ont provoqué de nouvelles publications de H. Altenburger (1932 et 1933).

CONFIRMATION ET GÉNÉRALISATION DE H. ALTENBURGER. — Cet auteur, spécialement dans son rapport « *Sensible Chronaxie* », au XXI^e Congrès des Neurologistes allemands (Wiesbaden, 1932), et dans son mémoire d'ensemble de 1933 : « *Vegetative Regulation cerebro-spinaler Funktionen* », a maintenu son point de vue primitif, à savoir que l'activité normale du sympathique agit sur la sensibilité périphérique dans le sens de l'hypoexcitabilité.

Il a fait remarquer, tout d'abord, que les expériences contradictoires, en particulier celles de J. D. Achelis, mettent en jeu des réflexes ou des réactions générales et non des paralysies ou des excitations végétatives aussi élémentaires ou aussi directes que dans ses propres recherches (1).

Par ailleurs, il fait connaître trois nouvelles séries d'arguments confirmatifs.

D'une part, il a pu obtenir des mesures au cours d'une véritable expérience chirurgicale chez l'homme. Chez un sujet atteint de tumeur médullaire, O. Foerster fit, du côté droit seulement, une section de la première racine dorsale antérieure, racine par laquelle passent, on le sait, les fibres sympathiques destinées au visage. Or, l'étude pré et post opératoire des chronaxies sensitives (points de tact), dans la zone sympathectomisée et dans une zone normale, donna les résultats suivants :

	Côté droit	Côté gauche
Jambe	0 ⁷ 20	0 ⁷ 20
Front.	0 ⁷ 10	0 ⁷ 15

Cette déconnexion (« *Ausschaltung* ») sympathique entraîne bien, à nouveau, une baisse de chronaxie cutanée dans le territoire correspondant.

(1) « ... als es sich doch wohl um komplexere Reaktionen handelt, bei denen der Sympathicus zwar eine wichtige, aber nicht die alleinige Rolle spielt ».

Une contre-partie très suggestive est fournie par l'examen d'un cas de syndrome *irritatif traumatique du sympathique cervical droit* (1), étudié avant intervention et trois semaines après sympathectomie. Voici les chiffres comparatifs, pour les points de douleur, au niveau du front :

	Côté gauche	Côté droit
Avant (donc lors de l'excitation du sympathique)	0 ⁵ 22	1 ⁴ 10
Après l'intervention (donc lors de la déconnexion du sympathique)	0 ⁵ 26	0 ⁷ 13

Il ressort à l'évidence, de ce cas, que l'excitation du sympathique entraîne une augmentation des chronaxies sensitives cutanées (hypo-excitabilité), alors que le trouble déficitaire consiste en une baisse chronaxique (hyperexcitabilité) : par ailleurs le côté gauche intact sert de témoin parfait.

Enfin, H. Altenburger, avec McK. Rioch (1932), étudie chez le chat intact, la chronaxie du réflexe cutané galvanique sur une patte antérieure, les excitations portant sur la queue. Dans ces conditions, il recherche l'influence d'une excitation directe de la chaîne sympathique sur cette chronaxie. L'exemple de l'expérience suivante, poursuivie pendant deux heures (jusqu'au retour au chiffre initial), est très démonstratif :

Valeur initiale	7 ⁵ 6
Excitation du sympathique pendant 2 minutes, à la fréquence de 5 par seconde.	
4 minutes après	8 ⁵ 0
6 » »	21 ⁵ 2
16 » »	22 ⁵ 0
36 » »	20 ⁵ 0
46 » »	16 ⁵ 4
56 » »	14 ⁵ 0
60 » »	13 ⁵ 6
116 » »	9 ⁵ 2
126 » »	7 ⁵ 6

Ces trois séries de faits nouveaux confirment donc le sens de l'action du sympathique sur la sensibilité cutanée. H. Altenburger généralisera finalement cette influence, en l'étendant au domaine

(1) Une erreur d'impression dans le rapport de 1932 indique une lésion gauche.

voisin d'un organe sensoriel, la vision, puis au domaine des réflexes sensitivo-moteurs et même à la manière d'agir de la suggestion (dont nous avons déjà rencontré les effets au chapitre premier).

Au point de vue du *système optique*, l'étude des actions pharmacodynamiques met en évidence des variations de la chronaxie optique aussi nettes et de même sens que celles déjà citées pour les chronaxies cutanées :

Allongement par l'adrénaline, l'atropine, le chlorure de calcium, etc...

Raccourcissement par la choline, le chlorure de potassium, etc...

De plus, l'emploi des mêmes produits par voie locale (instillations oculaires), démontre, par l'examen simultané des deux côtés, qu'il ne s'agit pas d'une action se produisant par l'intermédiaire de la circulation. L'expérience suivante est catégorique (instillation d'homatropine dans l'œil gauche) :

	OEil gauche	OEil droit
Avant l'instillation.	49 ⁷ 5	49 ⁷ 5
5 minutes après l'instillation. . . .	55 ⁷ 5	49 ⁷ 5
10 » » . . .	60 ⁷ 8	50 ⁷ 8
15 » » . . .	55 ⁷ 5	50 ⁷ 8

Au point de vue des réflexes sensitivo-moteurs, le réflexe de clignement, comme nous le verrons à propos des facteurs humoraux, montre les mêmes variations d'excitabilité sous l'influence des facteurs végétatifs.

Au point de vue de la suggestion, dont nous connaissons la puissance réelle, il nous faut rappeler que son action s'exerce avec certains intermédiaires, dont le plus probable appartient au système végétatif. Dans la figure 9, nous avons montré, qu'après extirpation du sympathique cervical, le territoire correspondant présente une variation chronaxique inverse de la variation normale (qui persiste dans le territoire symétrique sain).

Une interruption intéressant les voies sympathiques, non seulement dans la chaîne mais également dans leurs trajets radiculaires ou médullaires, produit les mêmes effets, comme le démontrent les mesures faites par H. Altenburger chez des sujets ayant subi la section de la première racine dorsale antérieure, ou une cordotomie antéro-latérale.

La même étude, au point de vue de la chronaxie optique, donne des résultats parallèles, comme en témoigne l'expérience suivante faite chez un sujet ayant subi, du côté gauche, une sympathectomie cervicale et péricarotidienne :

	Oeil gauche	Oeil droit
Valeur initiale.	85 σ	78 σ
5 minutes après suggestion d'une vision meilleure.	103 σ	61 σ
10 minutes plus tard.	112 σ	60 σ
5 minutes après la fin de la suggestion	90 σ	76 σ

L'ensemble des résultats de H. Altenburger, au point de vue de la régulation végétative de la sensibilité, apparaît donc comme remarquablement cohérent. A la fin du chapitre suivant, après une étude parallèle du neurone moteur périphérique, nous donnerons ses conclusions sur le rôle subordonateur général du système végétatif sur les fonctions cérébro-spinales.

Remarquons simplement, en terminant, combien nous sommes loin maintenant des préoccupations purement anatomiques, et combien nous nous libérons de l'habitude d'être satisfaits par le seul fait d'avoir schématisé, sur le papier, un trajet possible de voies réflexes. Quand nous aurons dit quelques mots du rôle d'un intermédiaire chimique dans le transport de l'excitation, nous verrons que nous sommes parfaitement en droit, spécialement en ce qui concerne le système végétatif, d'admettre que certains contrôles s'exercent à distance, par l'intermédiaire de la circulation. Si la subordination sensitive est indépendante de la subordination motrice (dans les expériences décrites sur les réflexes médullaires on n'observe pratiquement pas de modifications de la chronaxie sensitive), nous avons vu, au contraire, que l'action du sympathique est certaine au point de vue sensitif. Cette action du sympathique, fait remarquer L. Lapicque dans son cours de 1935, doit s'exercer par l'intermédiaire des ganglions spinaux, dont les péricaryones bipolaires sont coiffés de terminaisons de fibres sympathiques, dont le rôle restait mystérieux. Ceci lui paraît à rapprocher, peut-être, de l'émigration si précoce de ces neurones hors de l'ébauche du tube nerveux. Ainsi serait réalisée une certaine indépendance par rapport au névraxe, tandis que serait rendue possible une subordination à un système spécial de contrôle. Nous n'oserions pas poursuivre trop loin dans ce sens, quoique le trajet si spécial des *rami communicantes* nous y inciterait volontiers.

CHAPITRE XII

SUBORDINATION ENTRE SYSTÈME VÉGÉTATIF ET NEURONE MOTEUR PÉRIPHÉRIQUE

Nous allons ici rencontrer essentiellement deux séries de travaux, qui furent contemporaines mais qui s'ignorèrent pendant leur période initiale ; d'une part ceux de L. Lapicque et ses collaborateurs et d'autre part ceux des écoles allemandes de Leipzig et de Breslau.

Les recherches de L. Lapicque furent inspirées par des expériences, déjà plus anciennes, d'Orbeli et Ginezinki (1923), démontrant la possibilité d'agir sur le muscle strié, en stimulant le sympathique. En stimulant indirectement le gastrocnémien et en enregistrant la contraction sur un cylindre à mouvement lent, on voit apparaître une diminution de l'amplitude de la contraction, décelant une fatigue du muscle. En stimulant, à ce moment, le sympathique ipsilatéral (bobine d'induction) au voisinage du VII^e ganglion (qui fournit les fibres sympathiques du sciatique), on voit l'amplitude de la contraction croître à nouveau. La fatigue réapparaît ensuite mais cède à une nouvelle excitation du sympathique.

Cette expérience avait pu être utilisée comme un argument en faveur d'une double innervation, cérébro-spinale et sympathique, du muscle strié. Mais L. et M. Lapicque supposèrent que l'activité normale du sympathique diminue la chronaxie du muscle strié et ils commencèrent avec Orbeli, les mesures suivantes :

MESURES PAR L. ET M. LAPICQUE, DE « L'ACTION DES NERFS SYMPATHIQUES SUR LA CHRONAXIE DES MUSCLES STRIES » (1930). — Une première série de résultats furent obtenus chez des grenouilles curarisées, puis soumises à la destruction des centres nerveux et à l'interruption de la circulation aortique (pour éliminer tout effet vaso-moteur); la chaîne sympathique était alors préparée pour l'excitation et les trois nerfs lombaires du même côté étaient sectionnés. C'est dans ces conditions que la chronaxie du gastrocnémien ipsilatéral était mesurée, avant et après stimulation du sympathique. Celle-ci entraîne régulièrement une baisse de chronaxie, qui peut atteindre la moitié de la valeur initiale. Voici les chiffres d'une expérience :

Avant l'excitation.	110 (1)
1 minute après	85 et 90
Après repos	140
Après nouvelle excitation	105
Après repos	130

Dans une autre expérience, après deux excitations successives, se produisent deux chutes également successives, de 70 à 53, puis à 37, le repos à ce moment entraîne un relèvement à 50 puis 65.

Une série de mesures est alors effectuée, mais sur le muscle normal, non curarisé. Le phénomène est identique, la baisse allant par exemple, dans un cas, de 45 à 22.

Dans ces conditions, L. et M. Lapique réservent encore toute conclusion pour le nerf, mais pour le muscle : « On produit une diminution considérable de la chronaxie d'un muscle strié en faradisant les fibres sympathiques qui se rendent à ce muscle; la modification est spontanément réversible ».

RECHERCHES DE L. ET M. LAPICQUE SUR L'ACTION DU SYMPATHIQUE DANS LA CURARISATION (1930). — En réalité, les résultats précédents avaient déjà permis à L. et M. Lapique une interprétation de cette action du sympathique, et cela suivant le sens de l'hétérochronisme. Ils en avaient donné confirmation en surajoutant l'action d'un poison curarisant de type opposé (vératrine ou mieux nicotine). D'où leur conclusion très nette :

« En résumé, l'action de la stimulation du sympathique sur l'effli-

(1) m μ F.

capacité de la commande nerveuse tient uniquement à la diminution de la chronaxie musculaire ; cette diminution s'additionne algébriquement avec les modifications de chronaxie produites par les poisons ou la fatigue et de cette somme algébrique résulte l'arrêt ou la transmission entre le nerf et le muscle suivant que l'isochronisme est plus ou moins altéré. »

Nous voyons ainsi s'expliquer l'amélioration fonctionnelle réalisée par l'excitation du sympathique, sur le système nerf-muscle, dans la curarisation légère et la fatigue.

MESURE, PAR M. LAPICQUE, DE L'EXCITABILITÉ DU SYMPATHIQUE EN TANT QUE MODIFICATEUR DE LA CHRONAXIE MUSCULAIRE (1931). — M. Lapicque a mesuré l'excitabilité même de cette fonction du sympathique. Elle a utilisé la grenouille franchement curarisée, la chaîne sympathique étant isolée sur deux centimètres et les stimuli étant portés, non par une bobine (qui épuise vite l'appareil nerveux), mais par des décharges de condensateurs. Elle a pris comme seuil une baisse moyenne de 13 0/0 de la chronaxie musculaire étudiée. Les mesures étant ainsi rendues possibles, elle détermine la chronaxie sympathique correspondante, avant et aussitôt après une excitation sympathique (par soixante stimuli). Faisant varier cette excitation, elle établit même la courbe de l'excitabilité et fournit ainsi, mais avec des chiffres précis, la confirmation des expériences précédentes.

Elle démontre, de plus, l'absence d'une action vaso-motrice intermédiaire par le procédé de L. Lapicque et Boigey (absence de déplacement des globules sanguins dans les artérioles de la patte postérieure, surveillées au microscope).

L'ensemble de ces travaux de L. et M. Lapicque démontre donc bien l'existence d'une subordination motrice périphérique au sympathique. Quand nous aurons parlé de la transmission humorale de l'excitation nerveuse, spécialement dans le domaine du sympathique, nous verrons que les résultats précédents trouveront une explication facile pour cette diminution de la chronaxie musculaire, et ne constitueront nullement un argument impliquant la nécessité d'une innervation sympathique directe du muscle strié.

CONFIRMATION DE A. ET B. CHAUCHARD POUR UN TISSU GLANDULAIRE (1932). — D'autre part, quoique nous étudions en ce moment la subordination

du sympathique sur le neurone moteur périphérique, il est peut-être intéressant de signaler que l'excitation du sympathique agit de la même manière sur les organes glandulaires, fait qu'A. et B. Chaudard devaient établir l'année suivante (1932). Ces auteurs ont examiné, chez le chien, l'influence de la stimulation du sympathique cervical sur la chronaxie et les lois de sommation de l'appareil sécrétoire, corde du tympan-glande sous-maxillaire.

« ...la corde du tympan est découverte, sectionnée, chargée sur électrodes impolarisables; puis on dégage le vago-sympathique à sa portion moyenne et on le sectionne. La chronaxie de la corde du tympan est mesurée par la méthode des condensateurs en circuit d'excitation itérative, on détermine les lois de sommation, puis on porte sur le bout céphalique du vago-sympathique des stimulations répétées, d'intensité nettement inférieure au seuil de sécrétion salivaire, pendant une durée d'un quart de minute à une minute. Aussitôt après leur interruption, on mesure de nouveau la chronaxie et les lois de sommation...

« En résumé, l'excitation du sympathique détermine la diminution, d'une part de la chronaxie de la corde du tympan, d'autre part du temps de sommation, constante de l'excitabilité de la glande. Par la suite, l'une et l'autre reviennent peu à peu à leur valeur normale.

« Ces résultats sont comparables à ceux qu'ont obtenus M. et Mme Lapique pour le muscle strié. »

SYNTHÈSE PAR L. ET M. LAPIQUE DE L'ACTION SYMPATHICOLYTIQUE SUR LES CHRONAXIES MUSCULAIRES (1934). — Ajoutons encore une notion très générale, qui constituera certainement « un élément pour une théorie encore à construire », acquise par L. et M. Lapique sur un muscle lisse « remarquablement commode pour examiner les affinités pharmacodynamiques des muscles lents », le sac du dard de l'escargot (chronaxie de 30 à 50 τ); grâce à cet objet les auteurs précédents ont pu proposer le synthèse suivante :

« En résumé, les substances diverses auxquelles on a reconnu la propriété sympathicolytique (ou adrénolytique) présentent, au point de vue de leur action sur les chronaxies musculaires, une caractéristique qui leur est également commune malgré les différences entre leurs compositions chimiques, et qui les sépare de toutes les substances étudiées par nous jusqu'ici; elles diminuent considérablement

et d'une manière durable la chronaxie des muscles lents, sans agir sur la chronaxie des muscles volontaires de la grenouille. »

Exposons maintenant les recherches parallèles des auteurs de langue allemande. Elles débutent avec le mémoire de J. D. Achelis (1928), analysé au chapitre VII. Rappelons simplement que cet auteur avait conclu que, chez la grenouille décapitée, l'excitation du sympathique entraîne une hyperexcitabilité du sciatique ipsilatéral, le phénomène diffusant légèrement du côté opposé. Inversement, la section unilatérale des rami sympathiques entraîne une action inverse. Nous ne reprendrons pas, d'autre part, les considérations de l'auteur sur le rôle, primordial pour lui, de la vision, ni les critiques que mérite son « *Kennzeit* », faisant que ce dernier n'indique ni la mesure, ni même le sens, des variations obtenues. Retenons seulement la notion certaine, pour le neurone périphérique, de changement d'accord (« *Umstimmung* ») sous l'influence de l'excitation ou de la déconnexion du sympathique.

Insistons par contre sur la série des travaux effectués, à partir de 1930, par H. Altenburger et ses collaborateurs ; les premiers porteront sur l'action du sympathique, les derniers offriront une contrepartie pour le parasympathique.

RECHERCHES INITIALES DE H. ALTENBURGER ET F. W. KROLL CHEZ LA GRENOUILLE (1930). — Ces deux auteurs ont entrepris, pour le neurone moteur périphérique, une étude parallèle à celle qu'ils avaient poursuivie, avec O. Foerster, sur le neurone sensitif. Ils ont opéré sur soixante-cinq grenouilles, en excellent état (d'avril à juin), en prenant comme seuil la flexion d'un orteil, l'électrode indifférente étant placée dans la cavité buccale, l'électrode active donnant une excitation percutanée.

Dans une première série d'expériences, ils étudient les effets de la section du sympathique chez la *grenouille spinale*. Quand la chronaxie a pris une valeur constante, égale des deux côtés, ils pratiquent la résection du sympathique d'une patte postérieure, après résection du coccyx (technique de Schilf) ; ils constatent alors que la chronaxie étudiée s'élève du même côté, tandis qu'elle reste inchangée du côté opposé. Donnons les chiffres d'une expérience :

	Côté gauche	Côté droit
Avant la sympathectomie.	0 σ 17	0 σ 17
Après sympathectomie gauche	0 σ 26	0 σ 17

Ils constatent donc, à leur tour, que l'excitabilité du neurone moteur cérébro-spinal est influencée par le sympathique, la suppression de ce dernier entraînant une hypoexcitabilité. Ce résultat s'accorde parfaitement avec celui de J. D. Achelis, mais il s'oppose, comme nous le verrons, aux constatations faites chez l'homme sympathectomisé. H. Altenburger et F. W. Kroll se demandent si cette différence ne tient pas à la suppression des centres supérieurs chez la grenouille spinale.

Ils reprennent alors les expériences chez la *grenouille entière* et mettent en évidence un fait capital, qui apparaît, par exemple, dans l'expérience suivante, où la sympathectomie sera exécutée du côté gauche :

	CÔTÉ GAUCHE	CÔTÉ DROIT
Animal intact.	0 σ 13	0 σ 13
3 minutes après sympathectomie gauche.	0 σ 26	0 σ 13
10 minutes après	0 σ 26	0 σ 13
20 "	0 σ 26	0 σ 31
25 "	0 σ 26	0 σ 31
35 "	0 σ 26	0 σ 31
45 "	0 σ 26	0 σ 31
3 ^e jour après	0 σ 13	0 σ 22
5 ^e "	0 σ 17	0 σ 26

Dans les variations ainsi observées, trois stades différents (1) sont à distinguer :

Stade 1 (pendant les dix premières minutes après la sympathectomie) : on voit simplement la chronaxie ipsilatérale augmenter ; les choses se passent comme dans l'expérience précédente.

(1) H. Altenburger et F. W. Kroll ne distinguent que deux stades : un stade aigu (« *akut* ») et un stade secondaire (« *anschliessend* »), ce dernier commençant avec le début de la participation du côté opposé. Personnellement, nous croyons que l'analyse est à la fois plus fine et plus claire en distinguant trois stades.

Stade 2 (après la dixième minute) : alors que la chronaxie ipsilatérale garde constante son augmentation, on voit la chronaxie contralatérale augmenter à son tour et se fixer à un chiffre supérieur à celui de la chronaxie ipsilatérale.

Stade 3 (après le troisième jour) : on voit la chronaxie ipsilatérale baisser vers la normale, la chronaxie contralatérale ne baissant que légèrement. Finalement, et ce stade a pu être observé chez certains animaux pendant vingt-quatre jours, le seul effet apparent réside dans une hypoexcitabilité motrice contralatérale. Si l'examen n'avait été fait qu'à une date tardive, toutes les variations initiales contraires auraient été méconnues.

Il convient de remarquer que certaines variantes sont possibles. D'une part le stade 1 (« *akutes Dauerstadium* ») peut varier de quelques minutes à une demi-heure. Dans d'autres cas, l'augmentation contralatérale se produit au moment où commence la baisse ipsilatérale. Dans de rares cas enfin, tout peut se borner à la succession d'une hypo puis d'une hyperexcitabilité ipsilatérale.

En tout cas, apparaît clairement cette notion précise que l'effet de la sympathectomie sur le neurone moteur périphérique n'est pas simple, mais comporte, d'une part, une succession de deux stades du côté sympathectomisé et d'autre part, qu'elle peut diffuser des effets du côté opposé.

Dans une troisième série de recherches, les auteurs étudient alors, sur les animaux précédents ayant survécu vingt-quatre jours, l'influence de la décérébration.

	CÔTÉ GAUCHE	CÔTÉ DROIT
24 jours après sympathectomie gauche . . .	0 σ 17	0 σ 26
2 minutes après décérébration	0 σ 22	0 σ 26
10 » 	0 σ 22	0 σ 22
15 » 	0 σ 26	0 σ 17

Ainsi on retrouve bien finalement, par la sympathectomie unilatérale, la variation obtenue d'emblée chez l'animal spinal (première série de recherches). Mais ici, on y est parvenu par une nouvelle influence asymétrique : élévation de la chronaxie ipsilatérale, baisse de la chronaxie contralatérale.

Sur dix animaux ainsi éprouvés, un seul ne montra aucune subordination de ce genre, deux présentèrent des variations légères et sept des variations nettes, conformes au type précédent.

Au total, le résultat final d'une sympathectomie unilatérale est donc *inverse chez l'animal spinal et chez l'animal entier*. Du côté sympathectomisé, le premier présente une hypoexcitabilité et le second une hyperexcitabilité; de plus, ce résultat final est acquis immédiatement. Chez le second au contraire il y a succession de stades intermédiaires. Le comportement de l'animal spinal, vis-à-vis de la sympathectomie unilatérale, est simple et clair (« *einfach und übersichtlich* »), celui de l'animal intact est beaucoup plus diversifié (« *viel mannigfaltiger* »).

Ainsi s'expliquent les résultats, en apparence divergents, obtenus chez l'homme. Comme nous le verrons, les premières mesures, faites chez l'homme sympathectomisé, l'avaient été à une date tardive (plusieurs semaines après l'opération); elles montraient, comme chez l'animal entier sympathectomisé, une hyperexcitabilité cérébro-spinale. J. D. Achelis n'avait donc que partiellement raison, disent H. Altenburger et F. W. Kroll, car il s'en était tenu au stade « aigu » et n'avait pas vu les stades tardifs.

Interrompons momentanément l'analyse, faite pas à pas, du mémoire de 1930 de H. Altenburger et F. W. Kroll, pour citer simplement un travail, publié deux ans plus tard (1932) par H. Altenburger, où cet auteur complète précisément, chez l'homme sympathectomisé, la démonstration précédente à l'aide de l'observation de six opérés.

Lorsqu'il avait étudié les trois premiers, il n'avait effectué que des mesures tardives (trois semaines et plus après l'opération); il n'avait pas trouvé de différences nettes au point de vue des chronaxies motrices, alors que les différences étaient nettes au point de vue des chronaxies sensitives et que la déficience sympathique s'affirmait dans les territoires correspondants par des signatures nettes, telles que : syndrome de Claude Bernard-Horner, anhidrose et modifications de la température cutanée.

Instruit par les expériences précédentes sur la grenouille, il eut, plus tard, l'occasion d'observer trois nouveaux sujets sympathectomisés et il pratiqua des mesures dès le premier jour et même dès les premières heures. Il retrouva alors, pour l'excitabilité du côté sym-

pathectomisé, la série des stades successifs d'hypoexcitabilité, puis d'hyperexcitabilité, puis de retour à la normale. Donnons les chiffres d'une observation, où le sympathique cervical fut enlevé du côté droit et où les mesures furent faites sur les muscles sourciliers droit et gauche :

	CÔTÉ GAUCHE (1)	CÔTÉ DROIT (1)
Avant la sympathectomie	0 σ 10	0 σ 11
1 h. 1/2 après la sympathectomie	0 σ 02	0 σ 16
6 heures après	0 σ 12	0 σ 065
2 jours après.	0 σ 12	0 σ 07
14 jours après.	0 σ 12	0 σ 12

(1) Valeurs exprimées en μF .

Les résultats sont comparables dans un deuxième cas, puis dans un troisième cas (maladie de Raynaud). Dans son mémoire de 1933, il ajoutera même un quatrième cas confirmatif (1).

La sympathectomie, chez l'homme, entraîne donc bien une succession de stades. Aussitôt après l'opération, apparaît une augmentation de la chronaxie motrice. Ce stade est bref et un stade plus durable d'hyperexcitabilité lui succède. Ultérieurement s'effectue le retour à la valeur du début. Soulignons, dès maintenant, l'interprétation donnée par H. Altenburger au stade initial d'hypoexcitabilité. Pour lui, ceci traduirait un stade d'excitation passagère du sympathique. Il renouvellera plus tard cette affirmation dans un mémoire avec D. Mck. Rioch, que nous retrouverons. Il va y revenir déjà dans la suite de son mémoire avec F. W. Kroll, dont nous allons terminer l'analyse.

La dernière partie du mémoire de 1930 de H. Altenburger et F. W. Kroll est consacrée aux modifications de l'excitabilité somatique par voie humorale. Comme dans leurs études des variations d'excitabilité sensitive et visuelle, ces auteurs recherchent les modifi-

(1) Nous pourrions citer également un passage d'un mémoire contemporain de M. Kroll, D. A. Markow et N. Kantor, que nous mentionnerons à d'autres points de vue, où figure un fait de ce genre, mais le diagnostic clinique est discutable et les chiffres ne portent que sur un seul examen (date non précisée).

cations entraînées par l'injection de substances pharmacodynamiques, hormones, ions, etc..., mais chez des animaux spinaux et sympathectomisés d'un côté : les injections sont faites dans l'aorte avec une canule en T permettant également d'introduire à volonté une solution de Ringer pure.

Donnons comme exemple, les variations observées avec l'adrénaline :

	CÔTÉ GAUCHE	CÔTÉ DROIT
Animal spinal	0 σ 31	0 σ 31
Après sympathectomie gauche (perfusion au Ringer pur).	0 σ 90	0 σ 31
5 minutes après perfusion avec adrénaline au 1/10 ^e (dans le Ringer).	0 σ 70	0 σ 92
10 minutes après	0 σ 26	1 σ 00
15 minutes après	0 σ 31	0 σ 70
5 minutes après perfusion au Ringer pur .	0 σ 36	0 σ 40
10 minutes après	0 σ 44	0 σ 31
15 minutes après	0 σ 44	0 σ 31

Par conséquent, chez l'animal spinal sympathectomisé d'un côté, l'adrénaline élève la chronaxie normale contralatérale et fait baisser la chronaxie élevée ipsilatérale.

La choline produit un effet contraire, qu'inverse l'atropine ; la pilocarpine agit comme la choline.

L'extrait thyroïdien agit comme la choline et l'extrait parathyroïdien inverse cette action.

L'extrait post-hypophysaire, le chlorure de potassium agissent comme la choline, le chlorure de calcium comme l'adrénaline.

On peut conclure, en se plaçant au point de vue de l'excitabilité du neurone moteur périphérique, *le système sympathique étant supposé intact*, que les facteurs modificateurs se groupent en un tableau correspondant en tous points, à ceux déjà donnés pour les neurones sensitifs périphériques et optiques :

Hypoexcitants	Hyperexcitants
Adrénaline	Choline
Atropine	Pilocarpine, insuline
Chlorure de calcium	Chlorure de potassium
Ext. parathyroïdien	Ext. thyroïdien
	Ext. post-hypophysaire

Les résultats sont donc concordants chez l'animal (*entier*) comme chez l'homme (*entier*). Le niveau normal d'excitabilité du neurone moteur périphérique est réglé par la résultante des actions des différents facteurs susceptibles d'entrer en jeu et qui sont soit sympathomimétiques (dépresseurs), soit parasymphomimétiques (excitants) (1).

Là encore, les auteurs concluent que les variations ne sont pas des effets seconds, dues à des modifications vaso-motrices par exemple ; d'ailleurs, il n'y a aucun parallélisme entre les actions de ces différents facteurs, d'une part sur les vaisseaux, d'autre part sur l'excitabilité étudiée.

Enfin, nous avons vu que, chez l'animal comme chez l'homme, la sympathectomie entraîne, pour chaque facteur, des réponses inversées (« *paradoxe Reaktionen* ») (2).

Cette notion est capitale à considérer, quand on envisage l'influence des mêmes facteurs, non dans un organisme entier, mais soit chez un sujet décérébré où l'action des centres végétatifs supérieurs a disparu, soit mieux encore sur des préparations neuro-musculaires isolées.

Ceci étant nettement considéré, la concordance des résultats de H. Altenburger et de F. W. Kroll, pour l'excitabilité du neurone moteur périphérique, du neurone sensitif périphérique et du système optique, apparaît donc parfaite, et cela aussi bien chez l'animal que chez l'homme, mais toujours à la condition de ramener l'ensemble à chaque organisme considéré dans son intégrité.

CONFIRMATIONS DE H. ALTENBURGER ET D. McK. RIOCH PAR L'EXCITATION DU SYMPATHIQUE CHEZ LE CHAT SPINAL ET LE CHAT ENTIER (1932). — Ces auteurs ont repris le même problème, à la fois pour la chronaxie sensitive et pour la chronaxie motrice périphériques, mais en recher-

(1) « Wenn wir nicht von morphologischen, sondern funktionellen Gesichtspunkten ausgehen, dürfte es berechtigt sein, die wirksamen nervösen und humoralen Faktoren in sympathicomimetische erregbarkeitsdämpfende und parasymphomimetische erregbarkeitssteigernde zu gliedern, deren Zusammenarbeit das normale Erregbarkeitsniveau mitbestimmt »

Remarquons que H. Altenburger et F. W. Kroll ne distinguent que deux groupes de facteurs (sympatho et parasympho-mimétiques), et non quatre groupes (sympatho et parasympho-mimétiques et antagonistes). La concordance est facile à établir.

(2) Dans le mémoire de M. Kroll, D. A. Markow et N. Kantor, cité dans la note de la page 278, figure également un exemple typique de réaction paradoxale de ce genre à l'atropine et à la pilocarpine.

chant les effets de l'excitation directe du sympathique, les comparaisons portant sur le chat entier et sur le chat spinal. Nous ne reprendrons pas les résultats, déjà cités dans le chapitre XI, concernant la chronaxie sensitive (dans ce cas particulier il s'agissait de la chronaxie du réflexe cutané galvanique d'une patte antérieure, par excitations portant sur la queue); soulignons seulement que le sens du phénomène était identique à celui que nous allons décrire pour le neurone moteur périphérique.

L'étude pour la chronaxie motrice porta sur quinze chats, soit soumis à une section préalable de la moelle dorsale supérieure, soit endormis à l'acide di-allyl-barbiturique (qui maintient une anesthésie régulière pendant 12 à 36 heures mais ne suspend qu'au début les phénomènes de subordination); la chaîne sympathique lombaire était libérée par voie postérieure rétro-péritonéale et l'excitation était réalisée par des décharges rythmées de condensateur, la contraction des pilo-moteurs fournissait un repère pour arrêter l'excitation du sympathique; la chronaxie des deux gastrocnémiens faisait l'objet des recherches, mais, à titre de contrôle, un certain nombre de mesures furent prises sur le muscle tibial antérieur. Dans ces conditions, le contraste fut très net entre les résultats de l'excitation du sympathique chez le chat entier et chez le chat spinal. Sans reprendre le détail des expériences, assez complexe d'ailleurs car les auteurs ont dû pousser l'analyse jusqu'à distinguer les effets selon qu'il y avait déconnexion centrale ou périphérique du sympathique, donnons simplement le schéma final. Les résultats de l'excitation de la chaîne sympathique sont inverses selon que l'animal est entier ou qu'il présente une interruption des connexions avec les centres végétatifs centraux ou avec la périphérie. Dans les premiers cas, il y a augmentation des chronaxies motrices ou sensibles périphériques et dans les seconds, raccourcissement. La différence de comportement est donc toujours évidente entre les organismes entiers et les organismes, disons simplement, partiellement déconnectés.

DIVERS TRAVAUX ANNEXES DE L'ÉPOQUE (1930-1932). — Rapprochons rapidement, à titre complémentaire, différentes recherches ayant fourni à cette date quelques confirmations accessoires.

H. Altenburger (1931) a étudié chez l'homme sympathectomisé, par l'enregistrement des secousses musculaires, l'influence du sym-

pathique sur l'activité du muscle strié. Il constate que, sous l'influence d'un fonctionnement continu, les muscles se fatiguent plus vite, chez ces sujets, dans le territoire correspondant à l'intervention que dans le territoire symétrique; les hauteurs des secousses diminuent en même temps que leurs durées s'allongent; il en est de même lors de la tétanisation. Il conclut à une action probable du sympathique sur l'activité musculaire, action qui serait « activante » (« *fördend* »). Il ne précise pas les modalités, physiques ou chimiques. Remarquons que H. Altenburger rejoint précisément là, mais chez l'homme, les constatations anciennes d'Orbeli et Ginezinski.

St. Weisz (1930-1931) a fait toute une série de recherches sur l'innervation végétative du muscle strié; elles complètent les données précédentes.

Dans son premier mémoire (1930), il étudie, au point de vue pathologique, l'action de l'adrénaline et de l'acétylcholine; la constatation essentielle est la suivante: en cas de lésion périphérique, les deux médicaments n'entraînent aucune modification de la chronaxie musculaire; au contraire, en cas de lésion à type de polio-myélite antérieure, l'action apparaît nette, l'adrénaline agissant dans le sens d'une augmentation et l'acétylcholine dans le sens d'une diminution.

Dans son second mémoire (1931), il étudie alors le muscle myopathique, muscle dont l'excitabilité est considérablement perturbée. Or, sous l'influence de l'adrénaline, l'excitabilité tend à se rapprocher de la normale. Soulignons, sans pouvoir nous y attarder, combien cette notion est intéressante à rapprocher des bons effets, attribués par Ken Kuré au traitement prolongé des myopathies par l'adrénaline alternée avec la pilocarpine, et d'autre part des notions permettant d'attribuer au système végétatif le *primum movens* du déterminisme des myopathies.

D. A. Markow a confirmé, en les développant, les constatations de St. Weisz sur l'influence de l'adrénaline et des autres substances chez les myopathiques. Il a formulé toute une série d'intéressantes conclusions, pour lesquelles nous renvoyons à son mémoire de 1932.

De L. Asher, doit être également mentionnée la série de travaux (1931-1932) concernant l'influence du système sympathique sur le muscle strié.

Beaucoup d'arguments confirmatifs sont à trouver dans les recherches physiques et chimiques exécutées dans son laboratoire, quoiqu'en matière de mesures chronaxiques, L. Asher fasse seulement état des mesures de Langsam et Keller; ceux-ci ont confirmé que l'excitation du sympathique détermine une baisse de la chronaxie musculaire et que l'adrénaline agit de la même manière. Personnellement, il a surtout montré que, sur le muscle fatigué, l'excitation du sympathique exerce une action « restitutive ». L'adrénaline agit de même sur le muscle, fait confirmé par Maybach (de Berlin). Son élève Jacky a montré, du point de vue chimique, que le phosphagène des muscles symétriques baisse de moitié d'un côté, si l'on avait créé une fatigue par excitation des racines antérieures de ce même côté; l'excitation du sympathique, dans ces conditions, détermine également une variation asymétrique.

Disons, à propos des travaux d'Asher, que nous ne pouvons aborder toute la question des phénomènes métaboliques même de la contraction musculaire, née des recherches de Meyerhof et de ses élèves. Nous renvoyons, en particulier, aux différents travaux de D. Nachmansohn. Celui-ci a étudié ce problème sous l'angle de la chronaxie, dès 1929, pour le muscle normal, mais ceci s'écarte trop du domaine de la subordination proprement dite. Mentionnons également que cet auteur a apporté de précieux documents récents sur les troubles métaboliques du muscle myopathique.

La notion finale à retenir pour nous est que le sympathique agit sur le muscle en raccourcissant la restauration fonctionnelle.

Réserveons également toute mention sur la démonstration que l'action du sympathique sur le muscle s'effectue non par innervation directe mais par voie humorale, problème qui occupe également une grande place dans les travaux de L. Asher et que nous effleurons, comme nous l'avons déjà annoncé, à propos de la transmission chimique de l'excitation nerveuse (1).

(1) Nous ne pouvons nous étendre également sur une synthèse récente (1935), donnée par cet auteur sur le mode d'action du sympathique et spécialement sur sa fonction « intégrative » (au sens de Sherrington). Extrayons simplement de son important mémoire au II^e Congrès International de Neurologie à Londres, les quelques notions très générales suivantes; elles auront la saveur de véritables aphorismes :

« Dans les conditions normales, les impulsions du sympathique participent à la fonction intégrative du système nerveux central au cours de l'activité musculaire. Plusieurs preuves en sont données... (Under normal conditions sympathetic impul-

G. Marinesco, A. Kreindler et E. Façon (1931) ont abordé, dans un sens qui se rattache au problème des influences végétatives sur la motricité, la question si intéressante, mais si mystérieuse, des atrophies musculaires d'origine centrale. Ayant observé un hémiplégique avec atrophie musculaire de ce type, ils ont étudié l'excitabilité des muscles atrophiés. Ils ont constaté que la chronaxie des points moteurs était abaissée tandis que les chronaxies nerveuses étaient normales. Ils ont envisagé alors qu'il y avait, dans ces muscles, des changements métaboliques responsables de leur atrophie, et comme leur malade présentait des troubles végétatifs, ils proposèrent de voir le *primum movens* de ces atrophies musculaires dans des atteintes végétatives centrales.

La démonstration est fragile, mais des documents vraiment suffisants font défaut pour discuter. Personnellement, nous pouvons faire mention de deux ordres de constatations. Au point de vue des *atrophies corticales*, nous possédons un cas remontant à 1928, où une atrophie d'une moitié de la langue était due à un tubercule cortical intéressant la partie inférieure du sillon de Rolando (vérification certaine car faite à l'intervention puis à l'autopsie); or, la chronaxie était normale, comme d'ailleurs les réactions qualitatives. Nous ne pouvons nous étendre sur ce problème des atrophies musculaires d'origine centrale, ni sur ce détail si particulier, qu'elles paraissent liées essentiellement à l'atteinte du cortex pariétal.

Nous en rapprocherons une autre série d'atrophies musculaires, où l'on tend précisément à attribuer au sympathique le rôle fondamental. Il s'agit des atrophies musculaires qui ne constituent qu'un élément dans l'*hémiatrophie faciale progressive* ou maladie de Romberg. En 1932, à propos d'un cas personnel, nous avons pratiqué l'examen chronaxique et rapproché ce fait du fait précédent. Nous écrivions

ses partake in the integrative function of the central nervous system during muscle activity. Several proofs are given...).

... Le sympathique joue le rôle d'un véritable nerf trophique... (The sympathetic has the function of a truly trophic nerve).

... La vieille théorie que la perméabilité est sous la régulation du sympathique reçoit un nouvel appui... (The older contention that the permeability is under the regulation of the sympathetic receives new support).

... La loi du tout ou rien est également valable pour l'excitation des nerfs du système végétatif... (The « all or nothing » law is valid also for excitation of nerves of the vegetative system). »

alors, à propos de l'examen électrique : « Il a permis de constater, d'une part, que les réactions électriques qualitatives sont normales ; ce résultat est classique depuis longtemps dans cette affection et il avait beaucoup étonné les premiers chercheurs, qui pensaient trouver au contraire les réactions de dégénérescence les plus nettes. Marburg avait interprété ce paradoxe apparent comme démontrant que le processus de l'hémiatrophie faciale portait essentiellement sur le tissu graisseux et le tissu conjonctif du muscle et non sur la fibre musculaire elle-même ; ce n'était là, en réalité, qu'une hypothèse commode et non une explication. Il nous semble, au contraire, que ce paradoxe est analogue à celui que l'on observe dans certaines variétés d'amyotrophies centrales, celles que l'on rencontre parfois, en particulier, dans les lésions rolandiques et pariétales. L'intégrité des réactions électriques qualitatives est d'ailleurs à rapprocher de l'absence de paralysie et de l'absence de fibrillations. Tout signe donc l'intégrité du neurone périphérique dans cette atrophie. Dans cette hypothèse, il était intéressant d'affirmer mieux encore cette intégrité par la méthode, incomparablement plus fine, de la mesure des chronaxies. C'est ce qui fut fait chez notre malade et les résultats suivants sont extrêmement démonstratifs :

Masséter	0 ⁷ 48	} Valeur normale 0 ⁷ 48 à 0 ⁷ 72
Temporal.	0 ⁷ 60	
Frontal (point moteur supéro-externe)	0 ⁷ 60	
Orbiculaire de la lèvre supérieure	0 ⁷ 60	
Orbiculaire de la lèvre inférieure.	0 ⁷ 36	} Valeur normale 0 ⁷ 24 à 0 ⁷ 36
Frontal (point moteur interne)	0 ⁷ 28	

L'intégrité des noyaux d'origine et des troncs nerveux du trijumeau moteur apparaît donc évidente électriquement ; elle n'avait pas eu cette netteté chez la malade de Souques, examinée par Bourguignon en 1921. En tout cas, la cause du processus atrophique doit être recherchée dans un autre territoire du système nerveux. »

Mentionnons enfin une direction de recherches différentes avec les travaux de A. Bornstein (1931) concernant l'action des bains sur la chronaxie motrice. Cet auteur a constaté que les bains chauds et les bains carbo-gazeux entraînaient, chez l'homme d'une part, chez le lapin d'autre part (gastrocnémien), une augmentation de la chronaxie musculaire. Or, en cherchant à préciser quel système sert de

support à une telle réaction, il constate que la section du sciatique n'entrave pas le phénomène (celui-ci s'accuse même après quelques jours), alors que l'extirpation de la chaîne sympathique abdominale diminue et même supprime la réaction ; l'injection d'ergotamine le fait disparaître de même. Le sympathique jouerait donc un rôle prédominant. Ajoutons que, l'année suivante, le même auteur a recherché si le sympathique agissait ici sous l'influence de facteurs humoraux, de produits libérés par les cellules de la peau sous l'influence du bain. Il semble n'en être rien, car la même expérience, faite après ligature de l'aorte au-dessous de l'artère rénale, n'entrave en rien le phénomène.

*
* *

Tous ces travaux apparaissent un peu secondaires par rapport à ceux si précis de L. Lapique et de son école d'une part, et à ceux de J. D. Achelis et surtout de H. Altenburger et de ses collaborateurs d'autre part. Ils méritaient cependant une mention rapide car ils ouvrent certains aperçus. Nous allons serrer à nouveau de près le problème, et sous un angle différent, en abordant une nouvelle série de recherches de l'école de Breslau.

EXPÉRIENCES DE H. ALTENBURGER ET F. W. KROLL SUR UNE SUBORDINATION PARASYMPATHIQUE SUR L'APPAREIL NEURO-MUSCULAIRE (1932). — Il s'agit ici de documents assez précieux, car tendant à combler une lacune, celle d'un système antagoniste du système sympathique pour la régulation de l'excitabilité motrice périphérique. En citant le tableau récapitulatif de ces auteurs, à propos de l'influence du sympathique sur le neurone sensitif, nous avons souligné la case vide laissée en regard de l'influence de la stimulation sympathique (Chapitre XI, page 261), et nous avons annoncé que pareille case serait comblée pour le neurone moteur correspondant. Ces auteurs vont montrer, en effet, qu'il existe dans les racines postérieures des nerfs rachidiens des « processus d'excitation » qui exercent sur l'appareil neuro-musculaire une action antagoniste de celle du sympathique.

Les recherches furent faites chez des chats anesthésiés à l'acide di-allyl-barbiturique ; la moelle lombo-sacrée étant mise à nu, les racines postérieures sont sectionnées très près de la moelle, chargées sur électrodes (isolées dans du verre) et protégées contre la

dessiccation, la température de l'animal étant maintenue constante : la chronaxie du gastrocnémien est étudiée avant et après excitation de l'extrémité distale de la 7^e racine lombaire. Au total, trente-quatre séries d'excitations radiculaires seront pratiquées chez quatre animaux différents ; quelques recherches complémentaires seront effectuées chez des animaux à sang froid.

Une première série d'excitations est faite chez l'*animal entier* et montre des variations telles que celles-ci :

Valeur initiale	0,015 μ F.
1 minute après le début de l'excitation	0,007 μ F.
2 " " " " " " " " " " " " " " " "	0,006 μ F.
1 minute après la fin de l'excitation.	0,008 μ F.
2 " " " " " " " " " " " " " " " "	0,010 μ F.
4 " " " " " " " " " " " " " " " "	0,012 μ F.
6 " " " " " " " " " " " " " " " "	0,015 μ F.

Par conséquent, l'excitation de la racine postérieure entraîne, chez l'*animal entier*, une baisse de la chronaxie du gastrocnémien, baisse qui disparaît après cessation de l'excitation.

De plus, cette action ne se produit que lors de l'excitation de racines bien déterminées : l'excitation de la 6^e racine lombaire donne les mêmes résultats ; celle de la 5^e racine lombaire ou de la 1^{re} racine sacrée n'entraîne qu'une baisse légère, et chez un ou deux chats seulement ; celle des autres racines lombo-sacrées ne donne rien.

Une deuxième série de recherches, effectuées *chez l'animal décérébré*, va montrer une différence capitale :

Valeur initiale	0,045 μF .
1 minute après le début de l'excitation	0,025 μF .
2 » » »	0,035 μF .
3 » » »	0,035 μF .
1 minute après la fin de l'excitation	0,025 μF .
2 » » »	0,045 μF .

Par conséquent, la déconnexion des centres supérieurs *inverse* l'effet de l'excitation des racines postérieures.

Les auteurs discutent alors le trajet des incitations normales correspondantes.

Ken Kuré, 1931); pour Ken Kuré ce sont des fibres parasympathiques spinales. D'autre part, il ne s'agit pas d'une action antidromique, comme Baylis et Langley l'ont admis pour la vaso-dilatation produite dans des conditions comparables.

Mais la terminaison de telles fibres au niveau du muscle demeure non démontrée (Ranson, 1934), alors que leur terminaison dans les vaisseaux est certaine. Aussi H. Altenburger et F. W. Kroll réservent-ils judicieusement une action humorale intermédiaire.

Au total, on arrive à ce schéma net, de la variation de la chronaxie motrice :

Lieu de l'excitation	Animal intact	Animal décérébré
Sympathique	Augmentation	Diminution
Racine postérieure	Diminution	Augmentation

Ainsi s'extériorise nettement une influence parasympathique (au sens purement physiologique).

Tout ceci conduit à admettre qu'il y a bien contrôle, à l'état normal, des appareils dépendants du système nerveux cérébro-spinal par le système végétatif, avec ses deux composants antagonistes, sympathique et parasympathique.

En terminant, les deux auteurs rapprochent de ces faits certaines conclusions analogues de Frank (de Vienne), puis de Ken Kuré, sur l'influence exercée sur le tonus du muscle strié par le sympathique (hypotonifiant) et par le parasympathique (hypertonifiant). L'année suivante, dans le mémoire dont il nous reste à parler, H. Altenburger évoquera, en outre, les travaux de Cardot et de ses collaborateurs à propos des rapports entre l'excitabilité du vague et celle du cortex, et ceux de Frédéricq, Field et Brücke à propos du cœur et du pneumogastrique.

Ainsi se trouve fermé, pour la chronaxie motrice périphérique, le cycle des recherches de H. Altenburger et de ses collaborateurs, la case vide, réservée à un système antagoniste du sympathique, étant comblée par certaines fibres radiculaires postérieures.

SYNTHÈSE GÉNÉRALE DE H. ALTENBURGER (1933). — Cet auteur a donné, en 1933, en un mémoire intitulé : « *Vegetative Regulation cerebro-*

spinaler Funktionen », la synthèse générale de tous les travaux, que nous avons détaillés en maints endroits selon leur objet spécial et selon leur chronologie. A qui veut aborder les recherches de H. Altenburger, la lecture de la première partie de ce mémoire suffit à fournir les documents essentiels. Parcourons seulement ici la vue d'ensemble (« *Gesamtbild* ») qui précède quelques applications cliniques que nous laisserons. H. Altenburger y montre successivement comment les chronaxies des neurones cérébro-spinaux peuvent réagir aux influences végétatives et cela selon une systématisation précise. Il faut se garder de croire cependant à un antagonisme sympathique et parasympathique parfait. En résumé, le système nerveux végétatif régularise, par ses facteurs nerveux et humoraux, le « niveau » d'excitabilité pour les processus neuro-dynamiques.

Au total, il s'agit de « *konstellationsbedingte Reaktionen* », et tout ceci affirme bien l'existence d'une plasticité du système nerveux dans le domaine végétatif (1).

A la fin de cette longue étude de la subordination motrice périphérique au système végétatif, nous avons vraiment l'impression de voir se tracer quelques grandes directions de courants. Les faits vont peut-être se compliquer en étudiant des facteurs, encore végétatifs (au sens large), mais non directement d'ordre sympathique ou parasympathique.

(1) « Die Plastizität nervösen Geschehens manifestiert sich auch im Bereiche des Vegetativen. »

CHAPITRE XIII

SUBORDINATION ET FACTEURS HUMORAUX

Parmi les facteurs susceptibles de modifier l'excitabilité périphérique et centrale du système nerveux, il était logique de prévoir une certaine place pour les facteurs humoraux. Il était également logique d'envisager une dépendance réciproque de leurs variations et des modifications mêmes du système nerveux végétatif. Ce sont ces deux propositions qui vont commencer à recevoir une confirmation dans ce chapitre.

1. — INFLUENCE DE L'ÉQUILIBRE ACIDO-BASIQUE SUR L'EXCITABILITÉ PÉRIPHÉRIQUE

Les premiers travaux que nous utiliserons mettent en évidence le rôle des modifications de l'équilibre acido-basique, sur la chronaxie motrice périphérique.

RÉSULTATS DE G. BOURGUIGNON, R. TURPIN ET CH. O. GUILLAUMIN, CHEZ L'HOMME, AU COURS DE LA TÉTANIE PAR HYPERPNÉE VOLONTAIRE (1923). — A propos de ses recherches sur la tétanie, que nous détaillerons dans le chapitre suivant, G. Bourguignon démontra, le premier, le parallélisme existant entre les variations de la chronaxie motrice périphérique et celles des caractères physico-chimiques du plasma sanguin.

Mesurant la chronaxie du quatrième interosseux dorsal de la main gauche, au cours de l'hyperpnée volontaire, il constate qu'au début, pour un pH sanguin de 7,35, la chronaxie est de 0,28; au bout de

quinze minutes, alors que la tétanie est nette et que le pH atteint 7,51, la chronaxie s'élève à 0,64; après cessation de l'hyperpnée, la chronaxie revient en une minute à 0,20. Le dosage parallèle, dans le sérum sanguin, du volume de CO_2 et du calcium ionisé, montrait les variations typiques de l'état d'alcalose.

RECHERCHES DE H. DE WAELE CHEZ LA GRENOUILLE ET LA TORTUE (1925). — Cet auteur a confirmé presque aussitôt, chez l'animal, les constatations précédentes.

Sur le muscle strié, neuf expériences d'acidose ont donné une baisse de chronaxie, légère dans deux cas, mais atteignant 50 0/0 dans sept cas. Huit expériences d'alcalose ont donné, d'autre part, une élévation de la chronaxie de 25 à 50 0/0.

Sur le cœur, l'acidose (sept expériences) n'a pratiquement pas entraîné de changement; par contre, sur cinq expériences d'alcalose, une augmentation de chronaxie se produisit dans quatre cas.

La rhéobase a toujours montré des variations parallèles, quoique moins marquées. Ajoutons que les résultats furent identiques chez des grenouilles d'hiver et des grenouilles d'été.

Il y a, par contre, opposition avec les mesures faites sur le cœur isolé et immergé ou perfusé, mais ceci tient au fait que le contact direct du liquide, que ce dernier soit acidifiant ou alcalosant, entraîne toujours une augmentation passagère de la chronaxie.

CONFIRMATION DE M. LAPICQUE ET M. NATTAN-LARRIER, A PROPOS DE L'IMBIBITION (1926). — L'année suivante, ces deux auteurs étudièrent parallèlement la chronaxie et l'imbibition sur le muscle, en particulier sur le gastrocnémien de grenouille, placé dans une solution de Ringer isotonique mais dont on fait varier le pH. Ils retrouvent une courbe d'imbibition analogue à celle de J. Lœb pour la gélatine, avec un point isoélectrique correspondant au pH 4; la chronaxie à ce moment est très augmentée (presque doublée). Au contraire, au-dessous, de pH 2 à pH 4, et au-dessus, de pH 4 à pH 10, la chronaxie est beaucoup plus faible.

Le même point isoélectrique est retrouvé pour le cœur de grenouille.

Tout ceci rentre dans la loi générale de L. Lapique, qui veut qu'à une diminution de la perméabilité corresponde une élévation de la

chronaxie et à une augmentation de la perméabilité une baisse de la chronaxie.

RECHERCHES DE H. VON KNORRE CHEZ L'HOMME, ET SA CURIEUSE CONCEPTION D'UNE COURBE DES VARIATIONS CHRONAXIQUES EN FONCTION DE L'ÉQUILIBRE ACIDO-BASIQUE (1930). — Dans un mémoire, long, touffu et qui semble avoir été cité mais sans avoir été discuté, H. von Knorre a apporté toute une série de mesures, faites chez l'homme au cours de la spasmophilie, de l'acidose diabétique, de la défaillance cardiaque et de la polynévrite saturnine. Indépendamment de ces constatations, l'auteur a voulu édifier une théorie générale des variations des chronaxies motrices, en fonction des variations du métabolisme musculaire, et il en a déduit une courbe comportant une zone normale inscrite entre deux zones de déviation à droite et à gauche. L'effort nous paraît aussi curieux que fragile et que difficile à pénétrer. Donnons-en l'analyse, pour n'y plus revenir.

H. von Knorre a mesuré la chronaxie de deux groupes de muscles antagonistes de la jambe et du bras, chez l'homme normal et malade : jambier antérieur-long péronier latéral et extenseur commun des doigts-cubital antérieur ; leurs valeurs étant inégales (dans le rapport de 1 à 2), l'ensemble dessine un « relief chronaxique » (« *das Chronaxierelief* »), dont les variations vont avoir, pour l'auteur, un sens précis.

Ayant fait des mesures dans des états d'alcalose certaine : tétanie, hyperpnée, et dans des états d'acidose certaine : coma diabétique, il constate que le « relief chronaxique » varie en sens inverse, par élévation ou abaissement de l'antagoniste ou de l'agoniste. D'où la figuration suivante, si difficile à comprendre :

Il porte en ordonnées les valeurs de la chronaxie ; les trois groupes normaux sont alors figurés en surface (hachures verticales) entre des parallèles à l'axe des abscisses. Il échancre ces surfaces de la pointe d'une autre surface inscrite dans une courbe vaguement parabolique. C'est sur les limites d'intersection de cette courbe et des surfaces des valeurs normales et de leurs intervalles, qu'il porte les valeurs chronaxiques pathologiques ; ainsi le « relief chronaxique » peut être réellement figuré en « relief ». Dans ces conditions, les valeurs obtenues à l'état normal pour les trois groupes de muscles de l'homme se trouvent placées, par leur ensemble, sur la branche droite, dans la partie presque la plus basse de celle-ci. Ceci constitue la zone nor-

male (« *normal Bereich* »). A l'état pathologique, si les chronaxies des différents muscles s'élèvent toutes, les rapports ne changeant pas de sens, le « relief chronaxique » vient s'inscrire sur cette même branche droite de la courbe, mais dans sa partie supérieure, c'est la *dévi*ation à droite. Au contraire, si les valeurs changent de façon à

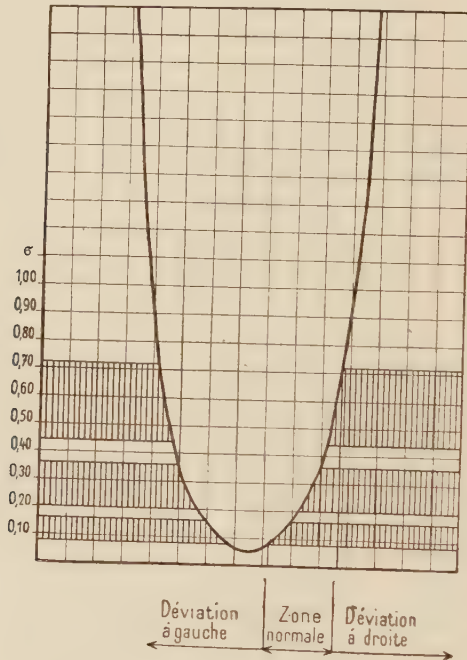


Fig. 14. — Courbe des modifications chronaxiques, avec la zone normale et les zones de déviations à droite et à gauche. Les surfaces hachurées verticalement correspondent aux limites des valeurs normales des trois groupes de chronaxies motrices de l'homme (d'après H. VON KNORRE).

inverser les rapports, le « relief chronaxique » vient s'inscrire sur la branche gauche de la courbe, c'est la *dévi*ation à gauche.

Or, les mesures faites dans la tétanie et l'hyperpnée relèvent d'une déviation à droite, donc *dévi*ation à droite veut dire *alcalose*. Les mesures faites dans l'acido-cétose diabétique s'inscrivent à gauche, donc *dévi*ation à gauche veut dire *acidose*.

Dans ces conditions, H. von Knorre remarque avec satisfaction que les valeurs normales sont situées dans une zone de faible alcali-

linité ; ceci cadre bien avec cette nécessité, que la vie normale se passe en milieu faiblement alcalin (« Eine grosse Zahl biologischer Reaktionen spielt sich nicht im Reaktionsoptimum, sondern in einer mehr nach alkalischen Seite hin verschobenen Milieukonstellation ab »). Poursuivant toujours son raisonnement purement spéculatif, il déclare que le minimum de la courbe correspond au passage vers l'acidose.

Enfin, dernière proposition, d'autres mesures sont faites par l'auteur chez des malades et les chiffres anormaux se placent évidemment soit à droite, soit à gauche ; par conséquent, les états correspondants relèvent de la variation corrélative de l'équilibre acido-basique. Ainsi la vagotonie est de l'alcalose. Ainsi la myopathie, le saturnisme, la sympathicotonie, la réaction à l'atropine veulent dire acidose. Bien plus, la défaillance cardiaque correspondant à un état d'acidose et la digitale, qui l'améliore, produisant une déviation vers la droite, celle-ci a donc une action alcalosante. Il en est de même de l'insuline chez le diabétique.

Faut-il souligner la cascade de déductions purement spéculatives gisant dans tout ceci ? Aucune mesure parallèle de pH ou de réserve alcaline n'est apportée. Ceci ne trouble guère l'auteur qui transporte d'ailleurs, sans hésitation, le problème, de l'équilibre acido-basique du sang dans celui des tissus, en évoquant les processus métaboliques comme ceux concernant le phosphagène du muscle (« Das Minimum dürfte gleichzeitig einem Reaktionsoptimum für den Kreatin-Phosphagen-Zerfall entsprechen »).

Faut-il remarquer que tout dans la courbe est construction gratuite, l'auteur avouant d'ailleurs ingénument qu'il ignore si les deux moitiés de la courbe sont symétriques (« Der tatsächliche Verlauf der Kurve lässt sich einstweilen noch nicht bestimmen. Offen bleibt vor allen Dingen die Frage, ob die beiden Schenkel sich symmetrisch zueinander verhalten. Wo in Sigma ausgedrückt das Minimum für den gesunden Muskel tatsächlich liegt, habe ich nicht genauer feststellen können. Es dürfte wohl zwischen 0,10 und 0,05 zu suchen sein ». « Le tracé réel de la courbe ne peut pas encore être provisoirement défini. Avant toutes choses, la question reste ouverte de savoir si les deux branches de la courbe sont symétriques. A quelle valeur en sigma correspond le minimum pour le muscle sain, je n'ai pu l'affirmer avec plus de précision. Il faut le chercher entre 0,10 et 0,5 »).

Est-il absurdité mathématique plus grande que de construire une courbe ne comportant aucune unité d'abscisses définie ?

Faut-il, enfin, ajouter que la schématisation obtenue n'est, malgré la croyance de l'auteur, rien moins que pratique, pas plus que n'est facile la lecture de son long mémoire. Faut-il d'ailleurs voir là la raison pourquoi d'aucuns l'ont cité, mais non critiqué ?

Au total, nous ne retiendrons par la suite que les chiffres mêmes obtenus chez les différentes catégories de sujets par cet auteur, sans conserver ses interprétations théoriques.

TRAVAUX DE J. L. WODON CHEZ LE CHAT DÉCÉRÉBRÉ (1931). — Cet auteur a recherché les effets de l'injection intraveineuse des sels de calcium et de magnésium, sur l'excitabilité neuro-musculaire périphérique, chez le chat bulbo-protubérantiel.

Les mesures, faites sur le nerf péronier, en dehors de toute anesthésie, ont donné une chronaxie (en $\mu F.$) variant de 0,030 à 0,040.

Une baisse rapide de la chronaxie apparaît après l'injection ; elle est plus marquée avec le magnésium qu'avec le calcium et pour 0 g. 1 de $MgSO_4$, elle atteint 30 0/0 ; la rhéobase présente une élévation correspondante ; la réversibilité du phénomène est nette.

Par section du nerf, on constate que l'action est périphérique (1). Par ailleurs, cette action est parallèle à la « narcose magnésienne », qu'annonce la baisse de la rigidité de décérébration. Contrairement à G. Marinesco, l'auteur n'a pas constaté de baisse de la rigidité par décérébration avec le calcium.

II. — SUBORDINATION AU SYSTÈME VÉGÉTATIF DE L'INFLUENCE DE L'ÉQUILIBRE ACIDO-BASIQUE SUR L'EXCITABILITÉ PÉRIPHÉRIQUE ET CENTRALE

Les travaux précédents vont recevoir de nouvelles confirmations au point de vue de l'excitabilité motrice périphérique. Mais de plus, et le fait est important, ils vont, d'une part, être confirmés pour les excitabilités périphériques sensitive et sensorielle et pour l'excitabi-

(1) N'oublions pas, à ce point de vue, qu'il s'agit ici d'un animal *décérébré*.

lité centrale ; enfin, le rôle du système sympathique va apparaître fondamental dans un tel déterminisme.

TRAVAUX DE H. ALTENBURGER ET F. W. KROLL SUR LE RÔLE CORRESPONDANT DU SYMPATHIQUE CHEZ L'HOMME (1931). — Ces deux auteurs ont d'abord confirmé, chez la grenouille, et ceci ne nous arrêtera guère, une influence de l'équilibre acido-basique sur l'excitabilité du gastrocnémien, quoique leurs résultats soient contraires à ceux de M. Lapicque et M. Nattan-Larrier ; donnons simplement deux séries de chiffres :

Ringer normal	0°49
Ringer à pH 5,0	0°20
Ringer normal	0°31
Ringer normal	0°31
Ringer à pH 8,5	3°44
Ringer normal	0°31

Tout l'intérêt réside, pour nous, dans leurs recherches chez l'homme et dans l'extension de la démonstration d'une telle influence aux excitabilités sensibles et sensorielles.

Voici deux premières expériences, où l'on mesura parallèlement une chronaxie motrice et une chronaxie sensitive, après ingestion de fortes doses de bicarbonate de soude ou de chlorure d'ammonium.

	Front (point de tact)	Sourcilier
Valeur initiale	0°17	0°20
5 minutes après 20 grammes de NaHCO ³ . .	0°20	0°31
10 » » » . .	0°34	0°36
25 » » » . .	0°20	0°20

	Dos de la main (point de tact)	Biceps
Valeur initiale	0°22	0°13
10 minutes après 20 grammes de NH ⁴ Cl. . .	0°15	0°11
20 » » » . .	0°11	0°05
35 » » » . .	0°13	0°05
45 » » » . .	0°10	0°10

Les résultats sont également confirmatifs pour la chronaxie sensitive, lors de l'hyperpnée volontaire.

	Dos de la main (point de tact)
Valeur initiale.	0°28
5 minutes après le début de l'hyperpnée.	0°90
10 » » » »	1°54
10 » » la cessation de l'hyperpnée.	0°30

Ils sont confirmatifs enfin, lors de la même épreuve, pour la chronaxie optique :

Valeur initiale.	2°40
6 minutes après le début de l'hyperpnée.	3°37
10 » après la cessation de l'hyperpnée.	3°20
15 » » » »	2°39

La concordance est donc complète, d'une part entre les effets de l'hyperpnée et de l'ingestion de médications acidifiantes ou alcalinisantes, et d'autre part entre l'organisme entier et les préparations isolées, et cela tant au point de vue moteur qu'au point de vue sensitivo-sensoriel.

Tout ceci étant ainsi précisé, H. Altenburger et F. W. Kroll recherchent alors les effets de la sympathectomie sur ce mécanisme régulateur normal. Ils ont étudié, dans ce but, deux sujets ayant subi une sympathectomie cervicale.

Voici la comparaison, au point de vue moteur et sensitif, lors d'une épreuve d'hyperpnée, entre les côtés symétriques (sympathectomie gauche).

	ORBICULAIRE DES PAUPIÈRES		FRONT (POINT DE DOULEUR)	
	Gauche	Droit	Gauche	Droit
Valeur initiale.	0 ° 36	0 ° 26	0 ° 40	0 ° 17
Après 6 minutes d'hyperpnée	0 ° 20	0 ° 36	0 ° 05	0 ° 40
Après 12 minutes.	0 ° 17	0 ° 39		
Après arrêt de 5 minutes	0 ° 36	0 ° 26	0 ° 40	0 ° 17

Du côté droit, on retrouve l'effet normal précédent (allongement de chronaxie); du côté sympathectomisé, apparaît un effet inverse et

cela tant pour l'excitabilité motrice que pour l'excitabilité sensitive.

Voici un autre cas, comportant l'ingestion de 10 grammes seulement de NH^4Cl (sympathectomie droite).

	SOURCILIER		FRONT (POINT DE DOULEUR)	
	Gauche	Droit	Gauche	Droit
Valeur initiale.	0 σ 36	0 σ 31	0 σ 43	0 σ 43
5 minutes après 10 grammes de NH^4Cl	0 σ 26	0 σ 31	0 σ 07	0 σ 36
10 minutes après 10 grammes de NH^4Cl	0 σ 26	0 σ 31	0 σ 07	0 σ 31
15 minutes après 10 grammes de NH^4Cl	0 σ 31	0 σ 31	0 σ 43	0 σ 47

La même inversion apparaît ici au point de vue de l'excitabilité sensitive. Par contre, l'excitabilité motrice n'a pas changé. Ceci confirme cette notion générale que la chronaxie sensitive est plus sensible que la chronaxie motrice ; d'autre part, la dose de NH^4Cl avait été faible dans ce cas.

Etant donné les constatations antérieures des deux auteurs sur les effets parallèles de la sympathectomie et de la cordotomie antéro-latérale bilatérale, ils étudièrent quatre sujets ayant subi cette dernière intervention. Voici, par exemple, l'influence de l'hyperpnée dans deux territoires sus et sous-jacents à la section (moelle dorsale supérieure).

	FRONT (POINT DE TACT)	JAMBE (POINT DE TACT)	FACIAL (BR. MOYENNE)	JAMBIER ANTÉRIEUR
Valeur initiale.	0 σ 07	0 σ 43	0 σ 34	0 σ 26
Après 10 minutes d'hyperpnée	0 σ 43	0 σ 07	0 σ 49	0 σ 26
Après repos de 8 minutes	0 σ 40	0 σ 40	0 σ 44	0 σ 22
Après repos de 13 minutes	0 σ 40	0 σ 43	0 σ 31	0 σ 22

La réaction est donc normale au niveau de la face et inversée au niveau du membre inférieur.

Enfin, la section des racines postérieures ne modifie pas la réponse aux épreuves d'hyperpnée, ou d'acidification ou d'alcalinisation *per os*.

Ainsi, la démonstration est certaine du rôle de la sympathectomie et de la cordotomie antéro-latérale bilatérale sur le mécanisme régulateur de l'excitabilité, en fonction de l'équilibre acido-basique. Le système sympathique règle nettement cette modalité de subordination périphérique sensitivo-motrice. Les auteurs précédents vont encore étendre tout ceci à l'excitabilité de neurones centraux.

EXPÉRIENCES DE H. ALTENBURGER ET F. W. KROLL, SUR LE RÉFLEXE DE CLIGNEMENT (1931) (1). — Grâce à un dispositif, qui est un chef-d'œuvre d'élégance et de précision, ces auteurs ont pu étudier l'excitabilité du réflexe de clignement, dans son fonctionnement par excitation adéquate (souffle d'air brusque dont les durées et les intervalles étaient réglés par un moteur électrique et enregistrés mécaniquement ainsi que la réponse palpébrale). Ils ont mesuré la période réfractaire, dont L. Lapicque a montré le rapport direct avec la chronaxie, et ils ont constaté que l'hyperpnée déterminait une augmentation du temps réfractaire alors que l'ingestion de substance acidifiante entraînait une diminution de celle-ci. Ils ont d'ailleurs vérifié que l'adrénaline, le calcium agissaient sur la période réfractaire de ce réflexe comme l'alcalose, et la choline, la pilocarpine, le potassium comme l'acidose.

Si l'on se reporte aux travaux des mêmes auteurs, déjà analysés dans les différents domaines, on saisit l'homogénéité de leurs résultats correspondants.

(1) A propos de ce réflexe de clignement, d'un réel intérêt physiologique, rappelons qu'il s'agit d'un réflexe complexe, où la voie centrifuge est représentée par le nerf facial (dont la branche zygomatique innerve l'orbiculaire des paupières), mais dont la voie centripète est double (voie optique et voie trigéminal). L'analyse électrique de ce réflexe (par voie trigéminal) a été effectuée, à peu près à la même époque, au laboratoire de L. Lapicque, par L. Lubinska (1931) : elle a montré, chez le chien, que le réflexe répondait à un stimulus unique et qu'il fonctionnait selon la loi de l'isochronisme.

Rappelons également que ce réflexe est d'un grand intérêt pathologique et que G. G. J. Rademaker et R. Garcin (1932) ont montré qu'il possédait même une valeur localisatrice (rolandique), confirmée récemment par E. Liesch (1935).

III. — INFLUENCE DE CERTAINS FACTEURS DE NUTRITION

Nous rapprocherons des facteurs humoraux proprement dits certains faits relevant du métabolisme alimentaire normal ou pathologique. Leur intérêt est inégal, mais réel.

TRAVAUX DE TH. JOHANNES SUR L'INFLUENCE DES REPAS (1932). — Cet auteur a apporté certaines constatations, qui exigeraient d'être confirmées car elles surprennent quelque peu. Il a étudié la chronaxie des muscles de l'avant-bras, chez l'homme, à jeun et après prise d'aliments ; après cette dernière, l'amplitude des fluctuations serait diminuée. La simple distension mécanique du tube digestif serait sans influence (mesures comparatives lors d'ingestion massive d'eau, de distension gazeuse de l'estomac, de nutrition rectale).

De plus, certaines subordinations, comme l'augmentation de la chronaxie par l'hyperpnée, seraient nettes à l'état « de satiété » mais disparaîtraient à jeun.

Il y aurait peut-être même là un élément de diagnostic pour les ulcus pyloro-duodénaux récents !

Nous nous gardons de discuter de telles conclusions.

TRAVAUX DE W. D. TURBALA ET A. P. MAGNIZKI (1935). — Ces auteurs ont recherché, au niveau du point moteur du biceps, différentes influences éventuelles (échanges gazeux, manque d'oxygène, etc.) et ils admettent une certaine influence de l'alimentation hydro-carbonée.

Beaucoup plus intéressante est la série de travaux suivante.

RECHERCHES DE A. CHEVALLIER ET L. ESPY SUR LE TAUX HÉPATIQUE DE LA VITAMINE A (1936). — Dans une première note, ces auteurs ont fait connaître qu'il semblait exister une relation entre l'excitabilité nerveuse et la réserve hépatique en vitamine A (vérifiée et suivie par biopsie chez le cobaye).

Dans un premier lot de vingt-cinq cobayes, sans réserve hépatique en vitamine A, la chronaxie des extenseurs des orteils (patte postérieure) était comprise entre 0,175 et 0,225. Or, ces animaux ont des mouvements plus vifs et plus rapides que les suivants, cobayes ayant

une riche réserve hépatique en vitamine A, et dont la même chronaxie est nettement plus élevée : 0,30-0,45.

Ces auteurs ont alors, chez quatre animaux de la première catégorie, institué un régime riche en vitamine A, et ils ont constaté que la chronaxie s'élevait régulièrement et atteignait 0,35 au dixième jour.

Des recherches, chez le rat, semblent confirmatives.

Tout en remarquant que les valeurs extrêmes de ces chronaxies restent dans les limites normales, les auteurs se demandent si ces deux séries de mesure n'ont pas une certaine signification et s'il n'y a pas là une influence des centres.

Dans une seconde note, ils ont alors recherché l'existence d'un phénomène de subordination.

Reprenant les animaux (cobayes, rats ou pigeons) sans réserve hépatique en vitamine A, ils constatent que les chronaxies des antagonistes des extrémités ne présentent aucune différenciation et que leur rapport n'est pas modifié par l'anesthésie au chlorure d'éthyle.

Au contraire, les animaux (cobayes, rats ou grenouilles) du second type présentent des chronaxies des antagonistes dans le rapport de 1 à 2 (par élévation de la chronaxie des extenseurs) ; l'anesthésie ramène le rapport à l'unité en élevant la chronaxie des fléchisseurs.

En conclusion, tout semble se passer comme si l'absence de réserve hépatique en vitamine A déterminait un abaissement de la chronaxie de constitution et une suppression de la subordination. Comme l'écrit A. Chevallier : « Tout se passe comme si cette substance intervenait pour régler dans une certaine mesure les réactions du système nerveux. Elle constitue sans doute un des éléments essentiels de ce qu'il est convenu d'appeler « le terrain ».

Dans une troisième note très récente (29 nov. 1936), ces auteurs avec Y. Choron, ont montré que des influences saisonnières agissaient à la fois sur la réserve hépatique en vitamine A et sur la valeur de la chronaxie motrice. Les mêmes animaux, présentant au printemps une réserve hépatique nette et des valeurs chronaxiques élevées, voyaient ces chronaxies baisser à l'automne ; au contraire les chronaxies ne variaient point chez les cobayes dépourvus de réserve hépatique en vitamine A. Ces variations saisonnières nous paraissent devoir être rapprochées de celles observées chez la grenouille par L. et M. Lapicque et mentionnées dans leur note avec V. Bonnet (page 230).

Nous verrons, au chapitre suivant, que A. Chevallier et L. Espy ont pu trouver dans la thyroxine un facteur réalisant un phénomène antagoniste.

Ces données, réunies dans la thèse de L. Espy (1936), nous paraissent intéressantes à rapprocher des constatations des auteurs anglo-saxons au cours de la carence en vitamine A, en particulier des lésions nerveuses médullaires observées par Mellanby, ainsi que des documents pathologiques suivants, d'ailleurs légèrement antérieurs.

TRAVAUX DE G. MOURIQUAND ET DE SES COLLABORATEURS SUR LE BÉRIBÉRI (1933-1935). — Dans une première note, G. Mouriquand, A. Leulier et G. Morin (1933), ont recherché des variations des chronaxies des points moteurs de muscles antagonistes (fléchisseurs-extenseurs des orteils, abducteur-adducteur des ailes, fléchisseur-extenseur du cou), chez le pigeon présentant le syndrome d'Eijkman.

Pendant la période prémonitoire (15^e-18^e jour), les variations sont peu marquées.

A partir de cette date et avant les crises, les chronaxies baissent de 25 à 30 0/0.

Après l'apparition des crises convulsives, on constate des variations, mais différentes selon l'état des muscles (augmentation dans les muscles rigides, diminution dans les antagonistes). Cette modalité de modifications a permis dans un cas de prévoir les crises.

Deux ans plus tard, G. Mouriquand, G. Morin et H. Edel (1935), ont étudié la chronaxie vestibulaire, chez le pigeon soumis au régime du riz décortiqué; dans ces conditions apparaît une baisse importante (en moyenne diminution de 24 0,0 au sixième jour); cette baisse est réversible quand l'alimentation est complétée.

Cette modification chronaxique est intéressante, parce qu'elle précède de plus d'une semaine les premiers signes cliniques; quand ceux-ci sont devenus manifestes, la baisse de la chronaxie vestibulaire s'accroît (40 à 50 0/0).

Les auteurs en concluent que l'atteinte vestibulaire joue un rôle précoce dans le béribéri.

Toute cette dernière série de travaux tend à faire supposer que les vitamines A et B jouent un rôle dans le maintien de l'excitabilité, en particulier pour les phénomènes de subordination.

CHAPITRE XIV

SUBORDINATION ET SÉCRÉTIONS INTERNES

En annexe du rôle des facteurs humoraux, nous ferons figurer toute une série de documents qui tendent à attribuer un rôle non négligeable aux glandes à sécrétion interne dans les modifications normales ou pathologiques de l'excitabilité.

Soulignons, à l'avance, que les faits qui vont suivre seront très hétérogènes et se sépareront souvent mal du rôle des facteurs humoraux déjà décrits, comme du rôle du système sympathique ou parasympathique lui-même. Par ailleurs, ils participeront aux incertitudes qui grèvent encore les tentatives de séparation, pour chaque glande, de syndromes d'hyper ou d'hypofonctionnement.

SYNDROMES PARATHYROIDIENS

Les documents les plus nombreux concernent la question, toute d'actualité, des syndromes parathyroïdiens. Malgré le caractère certainement schématique et artificiel des classifications maintenant admises, il paraît hors de contexte que ces glandes jouent un rôle important dans le réglage de l'excitabilité nerveuse.

A. — SYNDROMES D'INSUFFISANCE PARATHYROIDIENNE

TÉTANIE. — De nombreux auteurs ont étudié la chronaxie dans la tétanie spontanée, dans la tétanie parathyréoprive et dans la tétanie par hyperpnée, et cela chez l'homme ou l'animal.

G. Bourguignon est, là encore, le premier à avoir abordé cette question (1923), seul ou avec différents collaborateurs. Il a montré trois ordres de faits :

D'une manière générale, la chronaxie de ces sujets est très instable.

Entre les crises (tétanie latente), la chronaxie est sensiblement normale, quoique oscillant d'un jour à l'autre.

Lors d'une crise, la chronaxie s'élève, tant au niveau du point moteur que du nerf, alors que la rhéobase diminue. A partir d'une certaine valeur (environ décuple de la normale) la contraction devient lente ; le maximum dépend de l'intensité de la crise ; un certain degré d'hétérochronisme apparaît entre le nerf et le muscle. A la fin de la crise, la chronaxie baisse rapidement vers la normale.

Avec J. B. S. Haldane (1925), il a retrouvé les mêmes variations au cours de la tétanie déclenchée par l'hyperventilation chez l'homme normal.

Rappelons, enfin, que G. Bourguignon, avec R. Turpin et Ch. O. Guillaumin (1925), a montré le parallélisme des modifications chronaxiques et des modifications physico-chimiques du plasma sanguin.

D. N. Buchanan et H. S. D. Graven (1926) ont discuté ces résultats, et affirmé qu'ils n'avaient pas de relation évidente avec la gravité des symptômes ; d'autre part, l'administration de guanidine ne modifie ni la chronaxie, ni la rhéobase. En réalité, ce dernier argument n'a de valeur que pour la conception de l'origine toxique de la tétanie. D'autre part, ces auteurs font partie de ceux qui demeurent réticents quant à la valeur générale de la chronaxie (1).

Au contraire, le nombre des auteurs ayant confirmé les résultats de G. Bourguignon est maintenant assez important.

P. György et H. Stern (1928) ont apporté des résultats nets chez l'enfant.

H. von Knorre (1930) a retrouvé cette variation chez l'adulte, en particulier dans certaines formes frustes (dans six cas sur sept de formes gastriques).

L'augmentation est peut-être moins marquée après hyperpnée,

(1) Ils reprochaient, par exemple, à la chronaxie de varier lors de l'anesthésie à l'éther ou au chloroforme ! Ceci se passe maintenant de tout commentaire.

mais elle est certaine : « Im Hyperventilationsversuch kommt es zu einem Anstieg der Chronaxiewerte, wobei die verschiedenen Muskeln einen verschieden steilen Anstieg und anschließenden Abfall ihrer Chronaxierwerte erkennen lassen ».

F. Kramer (1935), au II^e Congrès Neurologique International à Londres, a fait connaître les mesures chronaxiques faites chez des chiens atteints de tétanie parathyroéoprive et traités par l'opothérapie parathyroïdienne. Il a confirmé l'abaissement des seuils et l'élévation des chronaxies. Par contre, il insiste sur le caractère irrégulier de cette hypoexcitabilité.

Th. Johannes (1936) a comparé les augmentations de chronaxie produites chez les spasmophiles par l'hyperpnée, par l'administration de bicarbonate de soude (15 g.) avec l'abaissement secondaire à l'ingestion de chlorure d'ammonium (6 g.).

HYPOPARATHYROIDISME EXPÉRIMENTAL DU CHIEN. — G. I. Parhon et A. Kreindler (1931) ont étudié journallement le membre postérieur, chez six chiens parathyroïdectomisés.

Pendant les premières vingt-quatre heures, la chronaxie baisse nettement au niveau du point moteur, mais légèrement au niveau du nerf ; l'anesthésie conserve son pouvoir d'élever la chronaxie du nerf et du muscle.

Ultérieurement, la chronaxie s'élève, atteint vingt ou trente fois la normale pendant les crises de tétanie.

Par injection de parathormone de Collip, la chronaxie du point moteur tend à redevenir normale et la rigidité disparaît ; la chronaxie ne change pas au niveau du nerf.

Par la rachianesthésie, la chronaxie du muscle augmente encore et la rigidité musculaire n'est pas améliorée.

Les auteurs, rappelant les travaux de L. Lapicque sur la guanine, la nicotine, le chlorure de baryum qui engendrent des contractions musculaires locales et des modifications chronaxiques analogues, concluent que, dans la tétanie, il y a une véritable intoxication du muscle.

RACHITISME. — Deux séries de résultats, cliniques ou expérimentaux, obtenus dans le rachitisme méritent d'être rapprochés de ceux concernant la tétanie.

G. Bourguignon et G. Banu, dès 1921, ont constaté chez un jeune

rachitique de quatre ans et demi (âge où les chronaxies doivent avoir les valeurs de l'adulte), que les chronaxies étaient augmentées dans la majorité des muscles (deux à neuf fois la normale); quelques muscles présentaient parallèlement une contraction un peu ralentie.

Chez un deuxième malade, moins atteint, les mêmes réactions existaient ébauchées.

G. Morin et J. Boucomont (1931) ont étudié la chronaxie dans le rachitisme expérimental du rat. Comparant à huit rats témoins, neuf rats devenus rachitiques typiques en quatorze jours, ils observent que la chronaxie du point moteur du biceps crural est, chez les derniers, double ou triple de celle des témoins.

A propos de cette communication, L. Lapique avait signalé que, pendant la guerre, M. Lapique et C. Veil, avaient rencontré des augmentations de cet ordre chez des souris uniquement alimentées avec de la farine blanche.

B. — SYNDROMES D'HYPERPARATHYROIDIE

MALADIE OSSEUSE FIBRO-KYSTIQUE DE RECKLINGHAUSEN. — G. Bourguignon et P. Sainton (1931) ont montré que, dans l'hyperparathyroïdie, on observe un syndrome exactement inverse, baisse de moitié de la chronaxie au niveau des points moteurs et des nerfs.

Après *parathyroïdectomie* (adénome typique), la chronaxie revint partiellement à la normale au niveau des muscles; elle resta plus longtemps altérée au niveau des nerfs.

R. Blumen (1931) a donné les mêmes résultats dans sa thèse.

MALADIE OSSEUSE DE PAGET. — G. Bourguignon (1932), chez un malade de L. Laederich, H. Mamou et H. Beauchesne, a trouvé que la chronaxie était diminuée de moitié ou d'un tiers pour le nerf médian et le fléchisseur superficiel commun des doigts, du côté droit.

A. Viziano et L. Soldingier (1933) ont constaté une telle diminution de la chronaxie dans la plupart des muscles d'un pagétique âgé de 69 ans. Il en ont rapproché le fait que le potassium sérique présentait une augmentation de près de 50 0/0 (28 mg. 4 au lieu de 20 mg.).

A. Escalier et H. Fischgold (1936) ont étudié, à leur tour, neuf cas de maladie osseuse de Paget. Chez sept sujets, ils trouvèrent des chronaxies diminuées, mais d'une manière non systématisée. Il ne semble pas y avoir de relation nette avec l'état clinique et le degré d'évolution.

Ajoutons, par contre, que G. Marinesco, C. I. Parhon et A. Kreindler (1930) n'ont pas trouvé de modifications chronaxiques évidentes chez deux adultes normaux recevant toutes les six heures, l'un vingt, l'autre quarante unités de parathormone de Collip. Il en a été de même de L. Espy, chez quatre cobayes dépourvus de réserve hépatique en vitamine A.

SYNDROMES THYROIDIENS

Nous possédons également quelques documents concernant un rôle probable du corps thyroïde.

H. Cardot, J. Régnier, D. Santenoise et P. Varé, sont arrivés à une telle notion, dès 1927, en étudiant les rapports entre l'excitabilité corticale et l'excitabilité du pneumogastrique. Ils avaient trouvé, chez le chien, que la chronaxie du gyrus sigmoïde pour le mouvement d'extension de la patte antérieure gauche était d'autant plus faible que les animaux étaient plus vagotoniques.

Etudiant alors les effets de la vagotomie double, ils constatent que la section basse (au-dessous des nerfs laryngés supérieurs) est à peu près sans effet; au contraire, la section haute (à la base du crâne) entraîne une élévation marquée de la chronaxie. C'est dans ces conditions qu'ils se demandent s'il n'y avait pas là une action de la sécrétion thyroïdienne, les filets nerveux thyroïdiens naissant des nerfs laryngés supérieurs. Ils pratiquent, alors, une section des seuls filets nerveux émergeant des pneumogastriques et se rendant à l'appareil thyroïdien (section des nerfs pharyngiens supérieur et inférieur et laryngé supérieur). Les résultats sont bien identiques à ceux d'une vagotomie haute.

Ils excitent, enfin, les bouts périphériques des nerfs sectionnés et voient la chronaxie corticale baisser vers la valeur trouvée avant toute névrotomie. Aussi concluent-ils que « *l'appareil thyroïdien apparaît comme un chaînon intermédiaire dans la relation que nous*

avons mise en évidence entre l'excitabilité des centres pneumogastriques et l'excitabilité corticale ».

A. Legrand et L. Aujoulat (1931) ont recherché, au contraire, une action thyroïdienne éventuelle sur le neurone moteur périphérique (sciatique de *Rana temporaria*).

Quelques jours après une thyroïdectomie totale, ils ne constatent qu'une élévation de la rhéobase (triplée), alors que la chronaxie est normale.

Au contraire, chez la grenouille normale, l'injection dans les sacs lymphatiques dorsaux d'extraits thyroïdiens de chiens ou de chats (normaux) produit un abaissement de la chronaxie, atteignant en moyenne 41 0/0.

L'année suivante, A. Legrand et Ramos ont constaté que cet abaissement est transitoire, mais se retrouve dans 80 0/0 des cas.

A. Chevallier et L. Espy (1936) ont complété leurs recherches antérieures sur le rôle de la vitamine A, en mettant en évidence, chez le cobaye, le rôle antagoniste de la thyroxine, au point de vue de la subordination nerveuse.

A quatre cobayes ne présentant pas de réserve hépatique en vitamine A, ils donnent un demi-milligramme de thyroxine *per os* pendant dix jours; le foie de ces animaux présente une diminution marquée, entre 120 et 160 grammes; mais les auteurs ne constatent aucune variation chronaxique.

Au contraire, quatre animaux possédant une réserve hépatique en vitamine A et traités de la même manière, présentent une diminution très marquée de la chronaxie des extenseurs, sans modification de la chronaxie des fléchisseurs; cette modification suit, en quelque sorte, l'amaigrissement et disparaît avec lui.

L'action paraît réellement due à la thyroxine, car la réserve hépatique en vitamine A n'avait pas varié chez ces animaux.

L'*hyperthyroïdie* et l'*hypothyroïdie* humaines n'ont pas fait l'objet de mesures comparables à celles effectuées pour les glandes parathyroïdes. Citons seulement les mesures de W. Gross (1932), qui a étudié la chronaxie du biceps et du cubital antérieur; dans la maladie de Basedow pure, les chronaxies sont normales; il y a, au contraire, une baisse de près de 40 0/0 dans les syndromes analogues,

mais où le trouble est purement neurotonique. L'auteur a même proposé de voir là un test intéressant pour le diagnostic différentiel.

SYNDROMES D'INSUFFISANCE SURRÉNALE

Quelques recherches ont été consacrées au rôle éventuel d'un déficit surrénalien. *A priori* l'intérêt devrait en être extrême, spécialement en ce qui concerne la fonction adrénalinogène ; or, la pauvreté des documents est réelle.

Giusti et Guglielmetti (1921) sont sans doute les premiers à avoir étudié la chronaxie des nerfs et des muscles de la grenouille et du crapaud surrénoprives. Ils ont constaté, mais à la période terminale, une véritable curarisation.

J. E. Abelous et H. Lasalle (1930) ont fait la même constatation et ont admis qu'il y avait là une véritable intoxication humorale, le même phénomène apparaissant chez une grenouille ayant reçu, en injection, le sang d'une autre grenouille surrénoprive.

Nous n'insisterons pas sur ces faits, qui sont certainement très complexes, dominés peut-être par des phénomènes de fatigue, et peut-être très éloignés de tout phénomène de subordination.

Récemment cependant (1936), V. H. Cicardo conclut qu'il s'agit d'une « dépression des centres ». Il a étudié l'excitabilité neuromusculaire et réflexe de crapauds (*Bufo arenarum*, Henssel) surrénoprives, après le troisième jour, en pleine asthénie. Au point de vue moteur, la chronaxie du nerf ne change guère, mais celle du muscle peut augmenter. Au point de vue de la chronaxie sensitive, mesurée dans le réflexe médullaire croisé, il existe des troubles précoces et marqués ; en particulier, il faut augmenter nettement l'intensité de l'excitation et la fatigabilité est intense. L'auteur voit là la signature d'une dépression nerveuse centrale.

Il a fait des constatations analogues (1936) chez les crapauds hypophyséoprives, qui présentent, après deux à trois semaines, une asthénie progressive. Là, également, le réflexe médullaire croisé est troublé parallèlement à l'asthénie, et quand celle-ci devient très forte le réflexe disparaît.

La *maladie d'Addison* mériterait d'être étudiée très soigneusement, spécialement au cours des traitements par l'opothérapie et par l'adrénaline. Citons seulement, à ce dernier point de vue, une mention d'un cas par H. Altenburger, où cet auteur a constaté que l'injection d'adrénaline entraînait une réaction paradoxale pour les chronaxies motrices et sensibles.

A la fin de ce chapitre, on saisit combien les documents sont insuffisants et discutables. Toute notion manque pour certaines glandes. Pour d'autres, les documents exigent maintes réserves. Les troubles d'hyper ou d'hypofonctionnement ne sont pas simples, ou peuvent se réduire, peut-être, à l'action d'autres facteurs; il en est sans doute ainsi du rôle de l'hypocalcémie ou du rôle de l'alcalose dans les syndromes hypoparathyroïdiens. De même, les injections d'hormones peuvent intervenir par simple effet pharmacodynamique (1) et nous avons vu, dans ce sens, au cours de maints travaux, en particulier de H. Altenburger, que certains extraits glandulaires étaient des neuro-mimétiques plus ou moins prononcés.

Il n'en demeure pas moins que ces derniers chapitres convergent vers un effort, celui de définir ce qu'on dénomme « terrain » ou « état constitutionnel. » Citons à ce point de vue, un essai de G. Marinresco et A. Kreindler (1933) sur la constitution motrice; chez vingt-huit sujets, relevant de types somatiques et endocrino-végétatifs différents, l'étude chronaxique de la fatigue (avant et après tétanisation d'un muscle) décèle des variations réactionnelles systématiques diverses. Minime chez l'hyperthyroïdien, la variation chronaxique s'avère importante chez l'hypothyroïdien; minime dans la constitution asthénique, elle apparaît marquée dans la constitution pyénique; elle est nette mais brève dans la constitution athlétique.

Au total, nous nous trouvons là sur un domaine à peine défriché, d'un intérêt clinique certain, lequel se doublera peut-être d'un intérêt réel pour les phénomènes de la subordination nerveuse.

(1) A titre d'exemple, rappelons l'action de l'insuline déjà mentionnée à la fin du chapitre consacré aux agressions toxiques, en ajoutant que I. I. Nitzesco et A. Rudéanu (1934) ont montré, par l'étude des chronaxies des nerfs tibial et péronier, chez le rat, que les convulsions apparaissaient quand la baisse inégale des chronaxies des antagonistes aboutissait à leur égalisation; le parallélisme clinique et chronaxique était moins imparfait que le parallélisme clinique et glycémique.

CHAPITRE XV

SUBORDINATION ET VARIATIONS CIRCULATOIRES PÉRIPHÉRIQUES

Nous terminerons l'étude du système végétatif, par un court chapitre consacré aux modifications d'excitabilité engendrées par des variations circulatoires périphériques. Leur intérêt est réel car ils peuvent jouer dans maintes expériences et car ils entraînent, comme nous allons le voir, non seulement des variations prévisibles *a priori* dans le territoire intéressé, *variations locales* pourrions-nous dire, mais également des *variations à distance*, imprévues à l'époque, et ne pouvant relever que d'un processus de subordination.

TRAVAUX DE G. BOURGUIGNON ET H. LAUGIER (1932-1923). — Ces deux auteurs ont apporté d'emblée les éléments fondamentaux du problème, dans une note à l'*Académie des Sciences* (1922) et surtout dans un important mémoire des *Archives internationales de Physiologie* (1923).

Ils ont opéré sur l'homme, au niveau du membre supérieur (gauche). Une compression, nettement plus élevée que la pression artérielle maxima, était exercée à la partie haute du bras avec le brassard de l'appareil de Pachon, soit directement (compression artérielle avec stase veineuse), soit après mise en place temporaire d'une bande d'Esmarch (compression après ischémie); les résultats seront comparables, à quelques nuances près (évolution plus rapide dans le cas d'ischémie, quoique celle-ci ne puisse pas être supportée aussi longtemps que la compression avec stase).

Métachronoses locales : Dans le territoire sous-jacent, fut étudiée la chronaxie des muscles extenseurs des doigts.

Pendant la compression, la chronaxie diminue de moitié, aussi bien sur le nerf qu'au niveau des points moteurs et, à un moment donné, l'excitabilité indirecte disparaît (pour une intensité de 15 mA., intensité maxima tolérable). A ce moment, l'excitabilité du muscle persiste par excitation longitudinale, mais la chronaxie correspondante continue à s'élever. Tout se passe comme s'il se produisait un phénomène analogue à une véritable curarisation. Au point de vue moteur, remarquons que la paralysie est complète à ce moment.

Après la décompression, on voit brusquement la chronaxie s'élever au niveau des différents points de mesure ; elle peut atteindre, en dix à quinze minutes, quinze fois la valeur normale ; la contraction devient alors lente et galvanotonique. Puis la chronaxie diminue très rapidement, revient à la normale et la contraction reprend sa vivacité antérieure.

La rhéobase a évolué, dans l'ensemble, en sens inverse de la chronaxie.

Au total, les phénomènes présentent une netteté schématique et leur réversibilité est parfaite.

Métachronoses à distance : Beaucoup plus intéressantes, à notre point de vue, sont les modifications d'excitabilité observées à distance.

Du côté opposé, par exemple au niveau d'un muscle de la face, on voit apparaître au bout d'un certain temps (entre la sixième et la douzième minute de la compression) une baisse de chronaxie, qui atteint finalement la moitié de la valeur normale au moment où la paralysie apparaît du côté de la compression.

Après la décompression, la chronaxie se relève rapidement, mais n'atteint qu'une fois et demie à deux fois la valeur initiale ; enfin, après quelques oscillations, elle revient à la normale.

De telles variations à distance sont extrêmement suggestives. Leur intensité, leur réversibilité parfaite, leur caractère fonctionnel évident leur confèrent une valeur expérimentale certaine. G. Bourguignon les avait données comme un exemple typique de *répercussion*. Elles doivent être intégrées dans le cadre de la subordination et, à ce point de vue, il apparaît rétrospectivement désirable de comparer des mesures faites parallèlement sur deux muscles antagonistes. La seule réserve, toute partielle d'ailleurs, que nous formulerons à leur

propos, concerne un certain rôle possible de la douleur. Ayant servi personnellement de sujet à G. Bourguignon pour des mesures de ce type, nous pouvons certifier que la dernière partie de l'expérience est réellement très désagréable (le vulgaire dirait véritablement « énervante »). G. Bourguignon, critiquant les résultats obtenus par certains expérimentateurs dans des recherches d'ordre différent, a réservé souvent le rôle possible d'une douleur engendrée par une attitude forcée ou incommode du sujet; il n'a pas évoqué ceci à propos des recherches précédentes. Ce facteur ne pourrait jouer néanmoins qu'un rôle restreint et tardif, à la fin de la compression et surtout pendant la décompression, qui est, sans aucun doute, extrêmement pénible. Le phénomène garde donc toute sa valeur, au moins pendant la première moitié de l'expérience.

D'ailleurs, de multiples confirmations vont être acquises par la suite, en particulier chez des animaux dont la sensibilité est supprimée.

RECHERCHES DE J. BEERENS CHEZ LA GRENOUILLE (1926). — Cet auteur a repris, chez la grenouille décérébrée (1), l'étude des modifications d'excitabilité dans un territoire soumis à une ligature, spécialement en vue de déceler les rapports avec les troubles de l'équilibre acido-basique et de l'asphyxie.

Après ligature de la cuisse, la chronaxie du gastrocnémien baisse de façon brève, puis s'élève fortement; après suppression de la ligature, le retour à la normale s'effectue dans l'heure suivante.

Si cette patte, ainsi ligaturée, est placée dans un courant d'oxygène humidifié, on voit, semble-t-il, l'effet de la stase être compensé et la chronaxie augmentée diminuée.

Si un état d'acidose a été réalisé préalablement à la ligature, la chronaxie s'allonge d'emblée, le courant d'oxygène conserve son effet d'abaissement chronaxique. S'il y avait alcalose préalable, la chronaxie déjà augmentée croît encore. Après rétablissement de la circulation, la chronaxie diminue et elle diminue plus encore par adjonction du courant d'oxygène.

L'auteur conclut de tout ceci, qu'au point de vue de l'excitabilité motrice, la ligature du membre produit d'abord les mêmes effets que l'acidose, puis qu'en se prolongeant (toute contraction musculaire

(1) Le terme décérébré est donné sans précision technique.

étant exclue) elle agit comme l'alcalose. Par ailleurs, le courant d'oxygène est acidosant.

Accessoirement, l'auteur a étudié les effets de la faradisation, génératrice d'acide lactique; mais celle-ci n'entraîne pas de variations chronaxiques nettes, sans doute par suite d'une action suffisante des corps tampons.

RECHERCHES DE H. JUNGMAHN ET R. THIEL (1930). — Ces deux auteurs ont entièrement confirmé les travaux de G. Bourguignon et H. Laugier, mais ont, de plus, en étudiant des muscles antagonistes, comblé la lacune que nous signalions.

Par compression du bras, ils constatent que les modifications décrites par les auteurs précédents existent bien dans le territoire du nerf radial (muscles extenseurs); ils n'observent rien, au contraire, dans les muscles fléchisseurs (nerfs médian et cubital), muscles de chronaxie moyenne.

Par compression du membre inférieur, des changements s'observent également, mais plus discrets, au niveau des muscles de chronaxie moyenne.

Si de telles constatations se confirment, il semblerait réellement indiqué d'admettre qu'une compression entraîne d'abord, dans le territoire sous-jacent, une altération fonctionnelle de la subordination normale, et non un trouble général intéressant chaque muscle de façon égale.

Rapprochons de ceci les résultats trouvés par H. von Knorre (1930) dans l'asystolie. L'auteur a étudié vingt-sept cas et a trouvé une inversion du « relief chronaxique ». Négligeons son interprétation théorique, en ne gardant que les chiffres; ceux-ci veulent dire renversement du rapport des chronaxies des antagonistes, signature habituelle des perturbations de la subordination normale.

Th. Johannes (1932) a confirmé également de façon complète les travaux de G. Bourguignon et H. Laugier. En particulier, il a retrouvé les modifications à distance au niveau du visage et il a précisé les mêmes variations au niveau des muscles symétriques du côté opposé.

RECHERCHES DE J. MOLDAVER, SUR LES ARTÉRITES OBLITÉRANTES (1933-1936). — A propos d'une intéressante étude sur les artérites chroniques du membre inférieur, J. Moldaver, s'inspirant des travaux

précédents, a étudié parallèlement l'oscillographie, l'artériographie et la chronaximétrie, cette dernière étant faite au repos et après fatigue et sur le sujet non traité, puis soumis à l'acétylcholine et à la diathermie. Dans ces conditions, il retrouve assez exactement les mêmes modifications que G. Bourguignon et H. Laugier, mais modifications chroniques en quelque sorte, et comportant des stades correspondant à la gravité du trouble ischémique. La méthode lui paraît d'un intérêt réel, et pour le bilan du trouble fonctionnel, et pour l'appréciation d'un résultat thérapeutique.

L'ensemble des constatations faites à propos des troubles circulatoires précédents paraît assez homogène, mais, à notre point de vue, nous ne retiendrons que la mise en évidence de modifications d'excitabilité dans des territoires autres que le territoire comprimé, modifications rapides, nettes et parfaitement réversibles. Par ailleurs, nous avons déjà fait remarquer, à propos de la dégénérescence wallérienne, que la compression interdit de faire intervenir un processus humoral avec transport de métabolites nés dans les tissus comprimés. Il faut certainement voir là des métachronoses vraies, réalisées par un mécanisme subordonateur.

G. Bourguignon a rapproché ces modifications d'excitabilité par trouble circulatoire, de celles observées *après refroidissement d'un segment de membre*, chez l'homme normal ; mentionnons à la fin de ce chapitre, ses résultats, consignés dans la thèse de M. Tarnaud (1929).

Du côté refroidi (bain à 10° pendant 45 minutes), la chronaxie du point moteur double à la sortie du bain mais continue à croître, au point d'atteindre des chiffres de 2 à 10 τ en une dizaine de minutes ; en même temps, la contraction devient très lente et la paralysie est complète. Puis, en une demi-heure, tout revient à la normale. Ultérieurement, G. Bourguignon a précisé l'évolution des phénomènes pendant le bain. Il conclut que : « L'étendue des variations de la chronaxie des muscles dépasse celle que produirait la seule action directe du refroidissement d'après les expériences de L. Lapicque et Filon.

« Il semble donc qu'il faille faire jouer un rôle aux phénomènes vaso-moteurs dans les variations de chronaxie et c'est là probablement le lien qui unit les résultats de ces expériences de compression

à ceux des examens de chronaxie dans les troubles vaso-moteurs pathologiques. »

Du côté opposé au côté refroidi, la chronaxie évolue, pendant et après le bain, parallèlement à celle du côté refroidi, quoique la limite des variations soit moins importante.

Nous retrouvons donc là les mêmes variations à distance, aussi rapides et aussi parfaitement réversibles que dans le cas de la compression.

TROISIÈME PARTIE (suite et fin)

C. — INTERPRÉTATION PHYSICO-CHIMIQUE
DE LA SUBORDINATION NERVEUSE

CHAPITRE XVI

CONCEPTION ÉLECTROTONIQUE DE LA SUBORDINATION
DE A. M. MONNIER ET H. H. JASPER (1932)
INHIBITION ET FACILITATION

A la fin de ce bilan provisoire de notre connaissance des modalités de la subordination dans les différents étages du système nerveux, il nous paraît nécessaire de mentionner quelques données générales et d'indiquer rapidement comment l'on peut concevoir maintenant, dans le cadre de la chimie physique, l'interprétation même du mécanisme de la subordination. Pareille interprétation est devenue possible depuis les remarquables travaux de A. M. Monnier et H. H. Jasper (1932), et depuis la thèse du premier (1933).

Les essais antérieurs d'une théorie de la subordination ont été rappelés par A. M. Monnier (*Thèse*, p. 7) :

— Rôle d'une activité préalable du nerf (phase « supernormale » de l'excitabilité d'Adrian et Lucas comme cause de la chronaxie de subordination).

— Baisse de la chronaxie d'une fibre par excitations subliminaires répétées sous l'action des influx des fibres voisines (Bouman).

— Libération d'un intermédiaire chimique (H. Frédéricq).

Toutes ces directions de recherches étaient restées entièrement vaines.

Féconds, au contraire, vont être les travaux de A. M. Monnier et H. H. Jasper, qui vont étudier, parallèlement, la chronaxie et le courant d'action (à l'oscillographe cathodique), au niveau d'un filet nerveux en relation avec les centres, puis séparé de ceux-ci.

Les conditions d'une telle recherche étaient extrêmement délicates, comme l'a rappelé L. Lapicque : « ...il fallait évidemment opérer, non sur l'ensemble du nerf comprenant pêle-mêle les fibres sensibles dont la subordination, quand elle existe, a une origine distincte, et les fibres motrices antagonistes, mais seulement sur des fibres soumises à une subordination déterminée. Les auteurs ont choisi le rameau moteur du gastrocnémien ; mais la dissection de ce mince filet nerveux est délicate, laborieuse et, dans leurs premiers essais, ils n'y observaient jamais de subordination ; c'est-à-dire que la chronaxie ne changeait pas par la section haute du nerf. C'est que la douleur de l'opération avait supprimé le phénomène, car on le retrouve lorsqu'on anesthésie la grenouille pour le temps de la dissection, et qu'on la laisse ensuite éliminer l'anesthésique (chloroforme). »

A. M. Monnier et H. H. Jasper étudièrent alors, dans ces conditions, à l'oscillographe cathodique, le potentiel d'action de ce nerf fort court et fort petit, et, à condition d'observer systématiquement, soit des potentiels d'action liminaires, soit des contractions juste perceptibles du muscle, ils obtinrent toujours sensiblement les mêmes valeurs pour la chronaxie, que la mesure fut faite par l'intermédiaire du potentiel d'action du nerf ou de la secousse du muscle.

Sur le nerf en liaison avec les centres, la rhéobase et la chronaxie sont largement fluctuantes, mais l'on peut saisir une valeur moyenne (variation inférieure à 15 0/0) ; de même la vitesse de propagation

du courant d'action est une grandeur fluctuante, mais dont la valeur moyenne peut être calculée d'après les mesures de dix à vingt oscillogrammes pris de deux en deux secondes.

Sur le nerf séparé des centres (section para-rachidienne des trois nerfs lombaires, donc à deux à trois centimètres en amont), d'une part, la chronaxie s'élève et la rhéobase diminue, ces deux paramètres de fluctuants devenant remarquablement constants; d'autre part, le courant d'action a une durée normale mais sa vitesse de propagation, devenue nettement plus constante, est augmentée.

Un tel résultat apparut d'abord paradoxal, il allait conduire en réalité à une notion précise. Citons A. M. Monnier (*Thèse*, p. 23) :

« Ainsi, quand la chronaxie est réduite du fait de la subordination, la vitesse est ralentie. Ce résultat nous a paru d'abord étonnant, car la chronaxie est, de façon très générale, inversement proportionnelle à la rapidité fonctionnelle (Lapicque); donc à une chronaxie diminuée devrait correspondre une vitesse accrue. Or, nous avons observé juste le contraire. Mais il existe un phénomène qui se traduit sur le nerf par une augmentation de la rhéobase, une diminution de la chronaxie (Cardot et Laugier) et un ralentissement de la vitesse, c'est l'anélectrotonus. Nous nous sommes donc demandé si, lorsque le nerf est soumis à la subordination, ses diverses caractéristiques ne seraient pas modifiées de la même manière que par l'anélectrotonus. Or, on sait que l'anélectrotonus a pour effet d'accroître la durée et l'amplitude du potentiel d'action (Bishop et Erlanger). Nous nous sommes donc proposé de rechercher si, lorsque la chronaxie est réduite par l'action des centres, le potentiel d'action n'est pas accru en durée et en amplitude. »

Pour ce faire, il devenait indispensable d'étudier le potentiel d'action d'une seule fibre motrice et non pas celui du nerf tout entier. A. M. Monnier y parvint d'une façon indirecte, que nous ne détaillons pas ici, renvoyant aux chapitres successifs de la thèse de cet auteur où sont définies les relations entre potentiels d'action élémentaires et potentiel de démarcation d'un nerf avec la chronaxie de subordination.

Il apparut ainsi que la subordination est, dans le cas envisagé, une surcharge de polarisation positive, car le galvanomètre montra une diminution nette du courant de repos lors de la section haute du nerf, quand la chronaxie s'élevait parallèlement (donc quand la subordination était présente).

Cette analogie de l'anélectrotonus et de la subordination se complétait par une remarque de L. J. Hut, à savoir que la période réfractaire absolue était plus courte dans un nerf offrant une chronaxie réduite par subordination que sur les nerfs de chronaxie normale (fait que G. H. Bishop et J. E. Erlanger ont retrouvé dans l'anélectrotonus).

Reproduisons le tableau suivant de A. M. Monnier (*Thèse*, p. 47), où se trouve résumé l'ensemble très suggestif de toutes ces analogies :

	ACTION DES CENTRES (SUBORDINATION)	ANÉLECTROTONUS
Rhéobase	+	+
Chronaxie	—	—
Produit : Rhéobase $\times$ chronaxie	constant	constant
Excitabilité, caractérisée par le produit rhéobase ² $\times$ chronaxie	—	—
Vitesse de propagation	—	—
Amplitude } du potentiel d'action	sans changement appréciable	augmentation peu sensible
Durée } du potentiel d'action	sans changement appréciable	augmentation peu sensible
Potentiel de démarcation	+	+
Période réfractaire absolue	—	—

D'une telle conception électrotonique de la subordination, A. M. Monnier tire alors différentes conséquences intéressantes, dont voici les principales pour notre point de vue :

EXPLICATION DES VARIATIONS DE SENS DE LA CHRONAXIE DE SUBORDINATION.

— Les centres peuvent agir dans les deux sens et, dans certains cas, ils élèvent la chronaxie de certains nerfs. Ce fait, retrouvé également par H. Frédéricq chez les Invertébrés (1932), pourrait rentrer dans la théorie précédente, en envisageant une diminution de la polarisation nerveuse comparable à un cathélectrotonus.

INDÉPENDANCE DES PHÉNOMÈNES DE SUBORDINATION ET DE LA TEMPÉRATURE. —

L'analogie des phénomènes de subordination avec l'électrotonus exige d'être étendue aux poïkilothermes. Or, ceci n'est pas impossible, car G. H. Bishop et J. E. Erlanger (1926) ont montré l'indépen-

dance d'avec la température des variations relatives des caractéristiques du nerf soumis à l'électrotonus (1).

INTERPRÉTATION DE L'INHIBITION ET DE LA « FACILITATION ». — Citons ici le texte même de A. M. Monnier, étant donné la représentation graphique très claire à laquelle cet auteur va pouvoir aboutir (*Thèse*, p. 50) :

« Il s'agit de rechercher si, lorsqu'un élément nerveux a sa chronaxie réduite par subordination, le passage des influx issus des éléments voisins se trouve facilité ou entravé par ledit élément? La réponse ne peut être donnée *a priori*, car nous avons vu que la diminution de chronaxie s'accompagne d'une augmentation de la rhéobase. Mais il

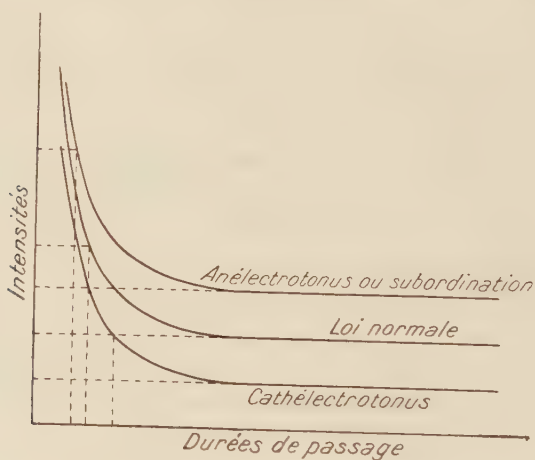


Fig. 45. — Schéma de l'action de la subordination ou de l'électrotonus sur la loi d'excitation intensités-durées de passage. Une simple translation de ladite loi, parallèlement aux ordonnées, permet de rendre compte des modifications observées dans les paramètres de l'excitabilité.

apparaît précisément que la considération de ces variations opposées de la rhéobase et de la chronaxie peut apporter la solution de ce problème. En effet, rappelons que lorsque la subordination se manifeste ou quand l'électrotonus est réalisé, les variations de rhéobase et de chronaxie sont sensiblement inverses, de sorte que le produit

(1) Cette donnée théorique est à rapprocher de nos constatations expérimentales, montrant que la fièvre ne modifie pas la subordination (II^e Partie, Chapitre VI).

rhéobase $\times$ chronaxie reste pratiquement constant. Ceci suggère une hypothèse quant à la modification que subirait la loi d'excitation intensités-durées de passage, soit du fait de la subordination, soit du fait de l'électrotonus.

« Traçons schématiquement (fig. 15) une loi d'excitation que nous supposons normale, et déterminons sur celle-ci la chronaxie (abscisse correspondant à l'ordonnée double de la rhéobase). Imaginons que l'augmentation de la polarisation du nerf, provoquée soit par l'anélectrotonus soit par la subordination, ait pour effet de simplement déplacer quelque peu cette courbe vers le haut de la figure, et parallèlement aux ordonnées : il est immédiatement visible qu'il s'ensuit une augmentation de la rhéobase et une diminution de la chronaxie.

« Précisons ce raisonnement et pour cela admettons d'abord que la loi d'excitation normale s'exprime par une hyperbole équilatère (ce qui ne constitue qu'une première approximation, comme l'a montré Lapicque). Nous pouvons donc écrire :

$$i = a \left(1 + \frac{\tau}{t} \right)$$

i = intensité liminaire.

a = rhéobase.

τ = chronaxie.

« Supposons, comme ci-dessus, que la subordination ou l'anélectrotonus aient pour effet d'accroître toutes les intensités liminaires d'une égale quantité m . L'intensité a alors pour expression :

$$i = a \left(1 + \frac{\tau}{t} \right) + m.$$

« La rhéobase devient $a + m$ et la durée de passage t' , nouvelle chronaxie qui correspond, comme d'habitude, à une intensité double de la rhéobase $a + m$, a pour valeur $\frac{a\tau}{a + m}$; elle est donc représentée par un chiffre plus faible.

Toutefois le produit rhéobase $\times$ chronaxie reste invariable.

« Si, pour plus de précision, nous appliquons le présent raisonnement à une formule qui traduit plus exactement la loi expérimentale, par exemple à la formule empirique de Lapicque, il est possible de

démontrer qu'une réduction de la chronaxie du même ordre que celle observée lors de la subordination (par exemple 37 0/0), ne s'accompagne que d'une variation minime du produit : rhéobase $\times$ chronaxie (5 0/0).

« En résumé, un simple déplacement de la loi d'excitation parallèlement aux ordonnées rendrait quantitativement compte des variations des paramètres de l'excitabilité sous l'influence des modifications de la polarisation produites par la subordination ou par l'électrotonus. Ainsi, dans ces conditions, la forme de la loi d'excitation ne serait pas changée et, par conséquent, sa constante de temps réelle ne serait pas modifiée. Deux arguments d'ordre expérimental militent d'ailleurs en faveur de cette hypothèse : 1° la subordination n'altère pas la durée du potentiel d'action de manière sensible ; 2° la « pente limite » des courants stimulants progressifs d'établissement linéaire, laquelle est, de façon générale, inversement proportionnelle à la caractéristique chronologique du tissu considéré (Lapicque), ne serait pas modifiée par l'électrotonus (Fabre et Faidherbe).

« Il ne faudrait pas déduire de ce raisonnement que la chronaxie est dépourvue de signification comme mesure de la caractéristique chronologique véritable d'un organe, car, d'une part ces variations de la chronaxie du fait de la subordination sont faibles vis-à-vis des énormes différences de chronaxie rencontrées le long de la série animale, et d'autre part la mesure de la chronaxie, lorsque la subordination se manifeste, est sans doute le seul moyen d'apprécier les variations de rhéobase. En effet, on sait combien la mesure absolue de la rhéobase est aléatoire en raison de l'incertitude où l'on se trouve quant à la fixité des conditions de distribution du courant, au cours d'une expérience. Or, ces variations de rhéobase semblent bien être le phénomène essentiel de la subordination.

« Il apparaîtrait, en effet, si le raisonnement que nous venons d'exposer se vérifiait, que les conditions de passage de l'influx, entre deux éléments nerveux soumis à la subordination, dépendraient surtout des niveaux de leurs rhéobases respectives. Ainsi lorsque la chronaxie diminuée par subordination se montre sur un élément nerveux, la rhéobase (ou seuil) de ce dernier se trouvant accrue, un tel élément dans ce cas serait moins excitable par un influx afférent et serait donc le siège d'une *inhibition*.

« Ceci est d'ailleurs traduit par la formule de Lassalle qui donne

une valeur relative de l' « excitabilité » liée à l'énergie nécessaire à la stimulation. Nous avons vu en effet que, lorsque la chronaxie est réduite par subordination, on peut dire que l' « excitabilité » caractérisée par cette formule est *diminuée* ce qui est évidemment la condition de l'inhibition. D'après nos résultats expérimentaux nous pouvons préciser et dire : Lorsque, par exemple, la polarisation d'un élément nerveux croît, sous l'effet des centres, en conséquence sa chronaxie mesurée diminue, son « excitabilité » décroît, d'où « inhibition ». Inversement une baisse de la polarisation provoque au contraire un état de « facilitation. »

La représentation graphique de A.-M. Monnier objective parfaitement les phénomènes et apparaît très satisfaisante pour l'esprit (1).

Ajoutons que cet auteur a pu tenter une application de l'inhibition et de la facilitation ainsi conçues à l'interprétation de « l'état d'inhibition » central de Sherrington et, par suite, à celles de l' « *after discharge* » et de la commande réciproque du même auteur.

Ajoutons, qu'au point de vue expérimental, une confirmation intéressante de cette conception a été acquise récemment grâce au travail suivant :

TRAVAUX DE A.-M. MONNIER ET O. GAUDIN SUR L'EFFET DES PYRÉTHRINES CHEZ LA GRENOUILLE SPINALE (1936). — Nous avons vu (II^e partie, chapitre V), que O. Gaudin avait montré que l'injection intrapéritonale de pyréthrinés modifie l'excitabilité du nerf périphérique par l'intermédiaire d'une action centrale. Or, ici, la modification consistait précisément en une baisse de la rhéobase avec augmentation de la chronaxie, action inverse de celle exercée ordinairement par la subordination chez la grenouille normale. Aussi a-t-il paru intéressant à A.-M. Monnier et O. Gaudin de rechercher s'il y avait bien matériellement, dans ces conditions, baisse de polarisation du nerf en connexion avec la moelle, fait devant se traduire par une chute du potentiel de démarcation du nerf.

Les mesures expérimentales furent démonstratives et objectivèrent une baisse pouvant atteindre 9 millivolts ; cette baisse s'atténue après

(1) C'est en partant d'une telle représentation graphique, appliquée à la technique de mesure de J. D. Achelis (voir chapitre VII) que L. Lapicque montre que le « *Kennzeit* » de cet auteur peut varier en sens inverse de la chronaxie.

dix à vingt minutes, mais peut se reproduire à la suite d'une deuxième injection de pyréthrines. De plus, si on ligature à ce moment le nerf sciatique, on voit le potentiel de démarcation du nerf primitivement relié à la moelle, remonter à sa valeur normale après rupture de la connexion avec les centres médullaires.

Par ailleurs, il s'agit bien d'une baisse réelle de polarisation et non de l'effet d'une série de courants d'action issus de la moelle, fait démontré par l'emploi de l'oscillographe cathodique pour enregistrer ces derniers. Ceux-ci existent bien, après une injection importante, mais ils n'apparaissent que secondairement, après la baisse de la polarisation et ils déterminent alors les convulsions typiques de la grande intoxication pyréthrinique.

« Ces phénomènes peuvent être interprétés comme étant la conséquence de l'accroissement d'excitabilité (facilitation) qui résulte de la diminution de polarisation des neurones moteurs, laquelle est provoquée par le phénomène de subordination particulier éveillé dans la moelle à la suite de l'injection de pyréthrines.

« En outre, du même coup, se trouve levée une objection qui avait été formulée quant à l'existence même des phénomènes de subordination (E. F. Lambert, B. F. Skinner et A. Forbes, 1935). Ceux-ci avaient été considérés comme n'ayant pas d'existence propre. C'est la section elle-même du nerf, qui, modifiant les paramètres d'excitabilité du nerf, donnerait l'illusion de phénomènes de subordination préalables à cette section. En fait, celle-ci, si elle est pratiquée à une trop faible distance du point étudié, abaisse, en raison du courant de démarcation qu'elle produit, la polarisation du nerf en ce point, et partant, réduit la rhéobase et allonge la chronaxie. Or dans le cas précédent, l'effet inverse apparaissant à la suite de la section du nerf, le phénomène observé n'est pas un phénomène illusoire apparaissant du fait de cette section. »

Terminons ce chapitre en citant un dernier travail, se rattachant partiellement à ces problèmes.

RECHERCHES DE A. RICHARD ET R. TIFFENEAU SUR LE MÉCANISME DE L'INHIBITION NEURO-MUSCULAIRE D'ORIGINE CÉRÉBRALE (1935). — Ces deux auteurs ont tenté de déterminer le siège du processus d'inhibition neuro-musculaire d'origine cérébrale provoquée, soit par un apport insuffisant de sang au cerveau (syncope cardiaque), soit par un arrêt équi-

valent des processus d'oxydation tissulaire après intoxication cyanée.

Chez la grenouille, ils ont étudié la chronaxie du sciatique intact, du sciatique sectionné et du muscle, après arrêt brutal du cœur (ligature ou dépôt d'une forte dose d'acide cyanhydrique sur le cœur). Sur l'animal entier, la chronaxie du sciatique intact s'élève au point qu'apparaît l'inexcitabilité ; celle-ci cède après section du nerf. Sur l'animal spinal, l'excitabilité du sciatique sectionné ou du muscle ne varient ni sensiblement, ni immédiatement.

« Ces variations (sur le sciatique intact) consistent en l'augmentation temporaire de la chronaxie du nerf, qui devient plus élevée que la chronaxie de constitution. Cette augmentation est suivie d'une diminution ultérieure avec retour, non point à la chronaxie initiale mais à une chronaxie plus élevée. Cette nouvelle valeur chronaxique paraît être la chronaxie de constitution, car la section du nerf n'entraîne pas alors l'élévation de chronaxie constatée habituellement sur nos grenouilles. »

Chez le lapin et chez le chien, intoxiqués par l'acide cyanhydrique, l'étude du réflexe linguo-maxillaire montre une augmentation des chronaxies périphériques (nerfs sensitifs, nerfs moteurs, muscles), mais ces augmentations sont trop faibles pour expliquer la paralysie. Au contraire, l'élévation constatée au niveau des centres moteurs est considérable.

« On se trouve donc en présence de deux phénomènes entraînant l'inhibition : 1° chez le chien, on constate une diminution de l'excitabilité des centres nécessitant, pour donner naissance à un influx nerveux efficace, des incitations de durée plus longue pendant l'intoxication qu'avant celle-ci ; 2° chez la grenouille, nous avons mis en évidence une action inhibitrice directe du centre sur les nerfs : tandis qu'en général la chronaxie de subordination est plus faible que la chronaxie de constitution, ce qui correspond à une action dynamogénique du centre renforçant l'activité des incitations lancées, on constate, au cours de l'arrêt de la circulation, que la chronaxie de subordination est supérieure à la chronaxie de constitution. C'est donc ici une action inhibitrice du centre, car les incitations doivent, pour être efficaces, avoir une durée plus grande qu'auparavant ». En réalité, cette dernière affirmation doit être tempérée, car, comme le fait remarquer L. Lapicque, d'après les expériences de O. Gaudin sur les pyrèthrine, augmentation de chronaxie ne veut pas exclusivement dire, par soi-même, inhibition.

CHAPITRE XVII

SUBORDINATION ET NOTION DES TRANSMETTEURS CHIMIQUES DE L'EXCITATION

En terminant, et pour mieux faire saisir combien sont encore imprécises les frontières mêmes de la subordination nerveuse, il nous faut mentionner que celle-ci est peut-être en train d'être pénétrée par une autre notion générale capitale, qui avait paru d'abord la laisser en marge. C'est ainsi que L. Lapique écrivait, à Moscou, en 1935 : « Il resterait à parler d'une autre révolution qui vient de s'accomplir dans les idées sur le fonctionnement nerveux. C'est l'entrée en jeu des transmetteurs chimiques. Mais ceci forme une question distincte qui sera sans doute traitée par quelque spécialiste. Tout ce que je veux en dire, c'est ceci. Dans le domaine des nerfs végétatifs, la conception de ces transmetteurs s'accorde parfaitement avec les lois de sommation que j'ai étudiées sur ces nerfs, et qui y remplacent la loi d'isochronisme. Quant aux nerfs de la vie de relation, s'il était vrai qu'ils agissent aussi par un intermédiaire chimique, eh bien, il faudrait que ce mécanisme s'adaptât aux constatations d'isochronisme qui sont des faits d'expérience. Le protagoniste de cette théorie, H. Dale, est pour ainsi dire préparé à la conciliation, puisqu'il admet qu'on doit supposer une apparition soudaine et une disparition également soudaine de la substance active. »

Par la suite, L. Lapique a consacré son enseignement de 1935 et de 1936 à définir la part réciproque de la transmission physique et

de la transmission chimique de l'excitation. Dans le domaine du système végétatif, il a établi un accord relativement facile en montrant comment la nécessité de la sommation est liée, à la fois, à l'hétérochronisme qui règne entre la fibre nerveuse et la fibre lisse et à l'action de l'intermédiaire chimique. Mais dans le système cérébro-spinal, la loi surabondamment vérifiée de l'isochronisme semblait exclure tout transmetteur chimique ; or, très récemment, L. Lapicque a pu proposer, dans une note que nous reproduirons plus loin, une hypothèse de travail précise, permettant d'intégrer la découverte récente par Dale du rôle de l'acétylcholine dans l'excitation de la fibre musculaire striée. Ces notions générales sont d'une importance telle, pour toute connaissance actuelle du fonctionnement du système nerveux, que nous ne pouvons pas ne pas les mentionner. Par ailleurs, la notion de transmetteur chimique a été évoquée à plusieurs reprises dans différents chapitres précédents, car c'est elle qui permet de dépasser le stade des schémas anatomiques et qui permet de comprendre, spécialement dans le domaine végétatif, qu'un organe, le muscle strié par exemple, puisse être sensible à un contrôle du sympathique sans recevoir directement de fibres nerveuses sympathiques. Enfin, outre cet intérêt général si puissant, nous devons évoquer le mécanisme des transmetteurs chimiques de l'excitation à propos de la subordination elle-même, car on demande actuellement à cette notion de jouer, dans cette dernière, un rôle dont on ne peut encore estimer l'importance.

Par simple commodité, distinguons le domaine du système nerveux végétatif et celui du système nerveux cérébro-spinal, en commençant par le premier, qui fut d'ailleurs la source même d'une telle connaissance.

A. — SYSTÈME VÉGÉTATIF

Pour fixer les idées, contentons-nous de citer un bref résumé emprunté à un article déjà cité de H. Fischgold, J. Lefebvre et J. Bernard (1936).

« Loewy de Gratz a montré que, si en stimulant le vague d'une grenouille on produit le ralentissement ou l'arrêt du cœur, le liquide de perfusion, qui a été en contact avec le cœur pendant l'excitation,

acquiert des propriétés particulières : ce liquide ralentit un autre cœur de grenouille. L'excitation vagale est donc transmissible par l'intermédiaire d'une substance chimique produite au bout terminal du nerf pendant l'excitation.

« Loewy a montré à l'aide de l'*ésérine*, qui en empêche la destruction rapide au niveau des cellules, que cet intermédiaire est un ester de la choline et très vraisemblablement l'*acétylcholine*. Dale a pu mettre en évidence, partout où il excitait des fibres parasympathiques, une substance activée par l'*ésérine* : le réactif biologique était constitué par le muscle de sangsue *ésériné*.

« Récemment, Binet et Minz ont constaté, par excitation du tronc du nerf vague, la production, outre d'*acétylcholine*, d'une substance qui sensibilise à l'*acétylcholine* le muscle de sangsue *ésériné*.

« La stimulation du sympathique cardiaque libère également une substance soluble qui, elle, accélère le cœur. Nous rappellerons l'expérience de Cannon et surtout celle de Bacq et Brouha : on opère sur la membrane nictitante du chat qui n'est innervée que par le sympathique ; on l'énérve : elle devient alors plus sensible à l'*adrénaline* ; on augmente cette sensibilité à l'aide de la cocaïne ; on stimule alors une région limitée de la peau de la queue : les pilomoteurs se contractent ; peu après, on note la rétraction de la membrane nictitante ; l'*intermédiaire chimique a diffusé jusqu'à l'œil*. Cette substance intermédiaire peut être assimilée à l'*adrénaline* qui produit les mêmes effets biologiques, ou à une substance très voisine à noyau aromatique.

« Enfin, Rosenblueth et Morisson ont montré qu'on peut produire la même amplitude de contraction d'un muscle lisse en excitant électriquement son nerf avec des stimuli d'une certaine fréquence, ou directement le muscle par une solution d'*adrénaline* ; les deux courbes obtenues sont superposables si l'on ajuste convenablement les abscisses (fig. 16).

« Bacq et Frédéricq ont montré que la cocaïne augmente dans les mêmes proportions l'excitabilité directe du muscle lisse à l'*adrénaline*, et celle à l'excitation indirecte par le nerf végétatif.

« Ces expériences établissent donc un parallélisme entre l'excitation directe de la fibre lisse par l'*adrénaline* et l'excitation de la même fibre par l'intermédiaire du nerf sympathique ; rapprochées des précédentes, elles impliquent que chaque choc électrique aboutit

à la production d'une certaine quantité d'adrénaline au niveau du bout périphérique du nerf.

« L'identité d'action, le fait d'avoir mis en évidence au niveau de l'extrémité de la fibre nerveuse excitée, de l'adrénaline d'une part, de l'acétylcholine de l'autre, permet d'opposer les *fibres sympathiques adrénériques* aux *fibres parasympathiques cholinergiques*.

« Pour les fibres post-ganglionnaires sympathiques il n'est qu'une seule exception : le cas des fibres sympathiques sudorifiques, qui sont des fibres cholinergiques ; or, les glandes sudorales sont connues comme inexcitables par l'adrénaline, quoique d'innervation sympathique.

« En réalité, le système sympathique n'a pas un fonctionnement adrénérique sur tout son parcours, du centre à la périphérie ; seules sont adrénériques les fibres post-ganglionnaires sans myéline ; les fibres pré-ganglionnaires à myéline, quoique sympathiques, sont des fibres cholinergiques ; on a pu mettre en évidence la production d'acétylcholine dans le ganglion cervical supérieur ; cette substance apparaît

pendant l'excitation des fibres pré-ganglionnaires et se retrouve dans le liquide de perfusion du ganglion. Ce liquide devient capable d'exciter à lui seul les fibres post-ganglionnaires, quand il passe à travers le ganglion.

« *Le rôle du ganglion.* — Le ganglion sympathique présente un rôle de relais intéressant ; nous avons vu que les fibres pré et post-ganglionnaires n'ont pas le même fonctionnement chimique. L'excitation de la fibre pré-ganglionnaire produit de l'acétylcholine, celle de la fibre post-ganglionnaire de l'adrénaline. La recherche de l'excitabilité électrique a montré d'autre part que les fibres pré et post-ganglionnaires ont des chronaxies différentes (255 et 155 pour le sympathique iridodilatateur).

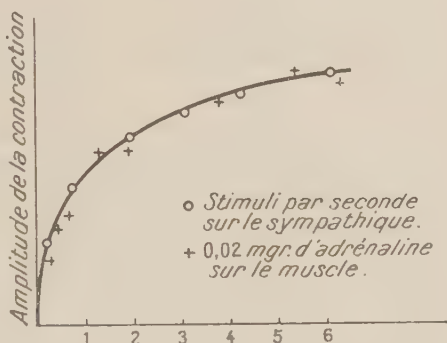


Fig. 16 (D'après Rosenblueth et Morisson). — Parallélisme d'action du sympathique et de l'adrénaline sur le muscle lisse.

« En outre, nous savons, depuis Langley, que la nicotine bloque l'influx nerveux au niveau du ganglion sympathique. Sur la nature intime de ce blocage, on était réduit à des suppositions; on imaginait que sur la « synapse ganglionnaire », entité physiologique bien définie, la nicotine se fixait comme on supposait que le curare imprégnait la plaque motrice située entre le nerf et le muscle strié.

« A. et B. Chauchard, en expérimentant sur le système neuro-sécrétoire de la glande sous-maxillaire, ont montré que la nicotine produit une augmentation considérable de la chronaxie des fibres pré-ganglionnaires, tandis que les fibres post-ganglionnaires sont peu touchées. Il se produit donc, entre les fibres pré-ganglionnaires à chronaxie allongée, et les fibres post-ganglionnaires, un hétérochronisme important qui est suffisant pour expliquer le blocage de l'influx, sans faire intervenir directement l'organe « synapse ».

Complétons la fin de cet exposé, en ajoutant que A. B. et P. Chauchard viennent de préciser les variations de l'excitabilité des fibres sympathiques pré et post-ganglionnaires sous l'effet des agents sympatholytiques; ils concluent que : « Le propre de l'activité sympatholytique ne réside donc pas seulement dans un effet périphérique (diminution de la chronaxie de l'organe d'aboutissement, L. Lapique), mais aussi dans une action sur l'excitabilité des nerfs eux-mêmes, action portant de façon plus élective sur les fibres pré-ganglionnaires sympathiques, d'où il résulte, comme dans le cas de la nicotine dont l'effet périphérique est cependant différent (courte diminution puis augmentation de la chronaxie), un arrêt de la conduction. »

Ajoutons enfin que L. Wybauw vient également (1936) de montrer la transmission humorale de la vaso-dilatation provoquée par l'excitation du bout périphérique des racines postérieures lombaires chez le chat.

Tout ceci suffit à laisser entrevoir le rôle fondamental des transmetteurs chimiques dans le fonctionnement du système végétatif. Peut-être verra-t-on leur rôle intervenir, à quelque degré, dans le réglage même des modalités des processus de subordination végétative.

B. — SYSTÈME CÉRÉBRO-SPINAL

Ici également, mentionnons simplement trois notes à la Société de Biologie (1936), les deux premières concernant la régulation chronaxique médullaire et l'autre (qui est celle déjà annoncée de L. Lapicque), ouvrant un aperçu nouveau sur le fonctionnement de la fibre musculaire striée, en harmonie avec la loi de l'isochronisme.

NOTE DE B. MINZ, SUR LA LIBÉRATION, PAR LA MOELLE ÉPINIÈRE, D'UN CORPS DU TYPE DE L'ACÉTYLCHOLINE (1936). — Cet auteur a constaté que la moelle épinière du lapin, soumise à l'excitation électrique, libère une substance qui, étudiée sur le muscle de sangsue, présente les caractères de l'acétylcholine.

Cette constatation va être aussitôt rapprochée des faits suivants.

NOTE DE J. LEFEBVRE ET B. MINZ A PROPOS DU RÔLE D'UN INTERMÉDIAIRE CHIMIQUE DANS LA RÉGULATION CHRONAXIQUE MÉDULLAIRE (1936). — Ces auteurs ont étudié, selon la technique d'excitation itérative de L. Lapicque, l'excitabilité réflexe de la moelle, chez la grenouille spinale, sous l'action de l'ésérine, de l'atropine et de l'acétylcholine. Ils ont constaté d'importantes métachronoses sensitivo-motrices périphériques « qui rendent difficile l'interprétation des modifications portant sur le neurone médullaire interposé ». Renvoyant à la note elle-même, pour le détail des chiffres, nous nous contenterons de citer textuellement les hypothèses finales des auteurs :

« Nous avons vu que l'ésérine diminue considérablement les chronaxies sensitives et motrices, diminue aussi, mais d'une manière moindre, la chronaxie du neurone médullaire intermédiaire, augmente donc l'hétérochronisme de l'arc réflexe spinal, et que la fin de cette action se manifeste brusquement par l'apparition de mouvements spontanés. Or, l'ésérine agit essentiellement en augmentant les effets des esters de la choline.

« Avons-nous obtenu une action parallèle de l'acétylcholine ? Dans certaines des actions que nous avons constatées, l'identité se manifeste : diminution de l'excitabilité du réflexe caractérisée par une augmentation de l'hétérochronisme ; retour brutal à l'excitabilité normale, marqué par une phase de mouvements spontanés. Mais le

parallélisme n'est pas parfait, puisque l'acétylcholine ne réalise qu'une augmentation de la chronaxie du neurone intermédiaire, sans modification des chronaxies périphériques, tandis que l'ésérine diminue globalement toutes les chronaxies, en touchant plus les chronaxies périphériques.

« Cependant, peut-on exactement comparer l'action d'une substance sensibilisant à un corps qui naît *in situ* et l'action du même corps ajouté artificiellement ?

« D'autre part, nous avons pu noter un certain antagonisme entre les actions de l'ésérine d'une part, de l'atropine de l'autre sur la chronaxie du neurone périphérique.

« Enfin, l'un de nous vient de démontrer la libération d'une substance du type de l'acétylcholine par l'excitation faradique de la moelle de lapin isolée.

« Toutes ces considérations nous amènent à penser qu'un ester de la choline joue un rôle essentiel dans ce processus, en quelque sorte tonique, que constitue la subordination chronaxique. Mais, étant donnée l'importance du phénomène et sa complexité, de nombreuses expériences sont encore nécessaires pour préciser ce rôle. »

Nous allons clore ce chapitre, riche surtout de suggestions, par la dernière hypothèse de travail de L. Lapicque, en reproduisant le texte original, qui montre bien la progression de la pensée de cet auteur.

NOTE DE L. LAPICQUE : « UNE NOUVELLE HYPOTHÈSE SUR LE RÔLE DE L'ACÉTYLCHOLINE DANS LA TRANSMISSION DE L'EXCITATION NERVEUSE AU MUSCLE STRIÉ » (1936). — « Dale et Feldberg, stimulant sur un chat l'hypoglosse, c'est-à-dire un nerf moteur pur, et perfusant la langue pendant la stimulation, ont démontré l'apparition dans le liquide de perfusion d'une trace d'acétylcholine. Dale a fait l'hypothèse que ce corps devait, comme dans le système parasympathique, jouer le rôle d'intermédiaire chimique dans la transmission de l'excitation nerveuse.

« Cette hypothèse, qui paraissait fort aventurée, devient, avec la série de contrôles auxquels Dale ne cesse de la soumettre, de plus en plus vraisemblable. Pour ma part, dès l'origine de la question, j'ai déclaré qu'elle ne me paraissait pas nécessairement contradictoire, comme certains le croyaient, de mes propres conceptions sur l'exci-

tation et que j'en attendais le développement. Cette année, une correspondance extrêmement intéressante s'est établie à ce sujet entre Dale et moi, et aujourd'hui, tenant compte de ses derniers résultats, même encore inédits, je vais proposer de porter la question sur un nouveau terrain, où, il me semble, pourront se concilier les deux doctrines.

« J'écrivais à Dale, en date du 15 décembre 1935 : « Admettons l'acétylcholine formée à la synapse neuro-musculaire ; nous avons là, dans la sole protoplasmique de Kühne, avec ses nombreux noyaux, quelque chose qui semble spécialisé pour un fonctionnement chimique important. Mais la fibre musculaire, le faisceau primitif de Leydig, ce que j'appelle le « myone », fonctionne en totalité à partir de là : il a une longueur de l'ordre du centimètre ; innervé en son milieu, il doit conduire lui-même l'excitation sur une longueur de plusieurs millimètres. Il le fait avec une vitesse de plusieurs mètres par seconde ; le mécanisme de conduction ne peut pas être la diffusion ; d'ailleurs on a reconnu que cette vitesse varie comme la conductivité électrique du muscle (Pond, *Journ. of gen. Physiol.*, 1921, t. III, p. 807). Alors ? »

« Dale m'a répondu en date du 20 décembre : « Je n'ai jamais supposé que la transmission de l'excitation et la vague de contraction qui en résulte au long du myone puisse être due à la diffusion de l'acétylcholine... M'étant longuement occupé des actions pharmacodynamiques à la fois sur les ganglions du système autonome et sur les muscles squelettiques, j'ai depuis longtemps été amené à penser à la sole nucléée de la fibre striée comme pharmacodynamiquement assimilable à la cellule du ganglion ; juste comme la cellule nerveuse répond à l'action de l'acétylcholine en lançant un influx nerveux qui parcourt les fibres postganglionnaires par un processus avec lequel l'acétylcholine n'a probablement rien à faire, de même, j'imagine que le processus d'excitation peut être suscité dans la sole nucléée par la libération à son contact d'une charge minime d'acétylcholine et peut alors être transmis le long de la fibre musculaire par un mécanisme dans lequel non plus l'acétylcholine n'a probablement rien à faire. »

« Cette conception m'a d'abord étonné. Elle était fort inattendue, et paraît même, en quelque manière, sortir de la notion courante qui caractérise les intermédiaires chimiques par la propriété neuro-mimétique. Et puis, que viendrait faire un intermédiaire chimique

entre deux processus électriques, quand, d'autre part, il est établi que le premier de ces deux processus est capable par lui-même de susciter le second ? Car il n'est pas douteux qu'un courant électrique de même forme et de même durée que l'influx nerveux, appliqué sur un point aneural du muscle, y fait naître une onde de contraction semblable par tous ses caractères à celle qui résulte de la commande nerveuse. Pour le muscle strié, un tel stimulus électrique est, lui, un agent neuromimétique parfait. Si nous ne pouvons pas, en raison des contingences du contact, obtenir une exacte comparaison des intensités, il apparaît du moins qu'il s'agit dans l'un et l'autre cas du même ordre de grandeur.

« Mais, sans revenir aucunement à l'idée d'une plaque motrice interposée entre le nerf et le muscle, il est légitime comme je le suggérerais à Dale dans la lettre ci-dessus, de songer à une fonction particulière pour la portion du sarcoplasme musculaire qui entoure la terminaison nerveuse et qui se distingue non seulement par sa richesse en noyaux (notion classique), mais encore par le développement de son chondriome et une vascularisation spéciale (Noël).

« Dale lui attribue : 1° la sensibilité à l'acétylcholine qui serait libérée, d'une façon non déterminée, à son voisinage immédiat, mais, semble-t-il, en dehors d'elle ; 2° le pouvoir, par un mécanisme également indéterminé, de créer dans le myone l'onde de contraction.

« Je propose de lui attribuer la libération de l'acétylcholine, et voici comment je vais préciser cette nouvelle hypothèse, ou, si l'on veut, cette transformation de l'hypothèse.

« J'admets que l'influx nerveux, en tant que phénomène électrique, est suffisant pour produire, sur la surface synaptique du muscle, suivant le processus physique que j'ai toujours soutenu, une dépolariation constituant une excitation locale ; mais celle-ci est trop peu étendue pour donner naissance à une onde de contraction normale.

« La fibre musculaire striée des Vertébrés, syncytium correspondant à un nombre considérable de cellules restées indivises, fonctionne néanmoins comme un tout ; c'est pourquoi je l'ai appelé « myone », unité musculaire fonctionnelle, comme le « neurone » est l'unité nerveuse fonctionnelle. Mais cette unité est énorme par rapport aux dimensions cellulaires ; pour la mettre en branle, il faut une excitation d'une certaine puissance, sinon la stimulation n'a qu'un effet local.

« Ceci a été établi expérimentalement par S. Gelfan et R. W. Gerard. Des électrodes très fines étroitement appliquées sur un myone ne donnent pas, à moins de courants très forts, la réponse normale se propageant jusqu'aux extrémités de la fibre. Ce résultat, d'ailleurs théoriquement intelligible dans le concept des circuits locaux considéré quantitativement comme je l'ai fait pour la conduction nerveuse, est la vérification sur le vivant des résultats expérimentaux obtenus par R. Lillie sur son nerf artificiel. Le grattage du fil passivé dans HNO_3 , au moyen d'un morceau de verre, ne donne naissance à une onde normale de dépolarisation que s'il atteint une certaine étendue. On comprend alors que la mince fibre nerveuse soit incapable par son seul effet électrique d'entraîner la réponse totale du myone ; mais l'état d'excitation suscité dans la sole nucléée peut y déclencher une réaction auxiliaire, venant fournir le supplément de puissance requis.

« Tel serait le rôle de l'acétylcholine ; c'est exactement le rôle que joue l'amorce dans la technique des explosifs. La nécessité de l'amorçage est générale et de connaissance élémentaire ; mais considérons particulièrement le cas où l'on met électriquement le feu à une mine ; l'étincelle, capable par elle-même d'enflammer un peu de poudre, a besoin, pour faire détonner une charge importante, de trouver interposée entre elle et la masse de la charge une quantité plus ou moins importante suivant cette masse, d'un explosif plus sensible, tel le fulminate.

« La production de l'acétylcholine serait, dans cette conception, située, non entre le nerf et le muscle, mais dans le muscle lui-même, auquel appartient sans conteste la sole nucléée. Il s'agirait donc, strictement parlant, non d'un intermédiaire dans la transmission de l'excitation entre nerf et muscle, mais d'un premier stade, formant relais dans l'excitation musculaire pour assurer sa généralisation à toute la masse du myone.

« Il me semble qu'une telle hypothèse nous fait d'abord gagner en clarté, parce que nous précisons un organe générateur d'acétylcholine.

« Ensuite, les lois chronologiques expérimentalement établies pour l'excitation trouvent facilement leur place dans la série des phénomènes, l'excitation initiale pouvant s'effectuer suivant les conceptions théoriques déduites de la stimulation expérimentale par les courants électriques.

« Il y aura sans doute lieu de discuter les modalités du processus ainsi défini, et d'effectuer certaines expériences nouvelles qui se trouvent suggérées. Pour aujourd'hui, je me contente d'en poser le principe. »

Nous soulignons nous-mêmes, une dernière fois, que la notion des transmetteurs chimiques de l'excitation ne fait encore qu'effleurer le domaine de la subordination. Peut-être demain, verrons-nous se dessiner une interpénétration plus intime ?

TROISIÈME BILAN

A la fin de ce long effort de synthèse provisoire des modalités multiples de la subordination dans les différents étages du système nerveux, nous pouvons mesurer à la fois, combien sont déjà nombreuses les acquisitions réellement solides, plus nombreuses encore les acquisitions fragiles, et incomparablement plus nombreuses enfin les directions de recherches qui s'indiquent. Néanmoins, l'ensemble de l'édifice est déjà suffisamment dessiné, et une double preuve de sa solidité vient d'en être fournie précisément dans les derniers chapitres, puisque, d'une part, l'épreuve d'une interprétation physico-chimique des phénomènes a pu être franchie avec succès, et, d'autre part, que l'épreuve, plus redoutable encore, de l'intégration d'une acquisition aussi révolutionnaire que celle des transmetteurs chimiques peut être réalisée dans des cadres aussi récents, sans voir ceux-ci éclater.

Parallèlement à la poursuite de l'étude des grands problèmes généraux, l'heure est venue de tenter de préciser aussi loin que possible, chaque partie du domaine. C'est ce que nous allons chercher à faire, nous n'osons dire à titre d'exemple, dans la dernière partie de ce livre, pour un problème très limité, celui de la posture et du rôle des phénomènes de subordination dans celle-ci.

Nous tenons à souligner nous-même qu'au regard du reste de l'ouvrage, cette dernière partie paraîtra rompre toute harmonie. Proportionnellement, son ampleur sera démesurée et les détails et les chiffres y connaîtront un développement que nous nous étions jusqu'alors interdit. C'est qu'il va s'agir d'un sujet auquel nous nous sommes attachés depuis plusieurs années, et nous considérons comme un devoir de soumettre à la critique, dans presque tout leur développement, les stades successifs de nos expériences et le déroulement, souvent cahoté, de notre pensée.

QUATRIÈME PARTIE

SUBORDINATION ET POSTURE

CHAPITRE PREMIER

GENÈSE DE LA NOTION DE MÉTACHRONOSE DE SUBORDINATION PAR INFLUENCE POSTURALE CHEZ L'ANIMAL

EXPÉRIENCE PRINCEPS DE L. ET M. LAPICQUE,
CHEZ LA GRENOUILLE (1928)

L'affirmation que la posture peut modifier, chez la grenouille, la subordination nerveuse motrice périphérique date de 1928. En même temps qu'ils explicitaient définitivement les notions de chronaxie de constitution et de chronaxie de subordination, L. et M. Lapique indiquèrent, d'emblée, un mécanisme régulateur intervenant en première ligne, un mécanisme local de posture. Le début de leur note correspondante à la *Société de Biologie*, a déjà été cité dans la II^e Partie (chapitre II). Donnons maintenant la fin de cette publication, d'un intérêt capital pour nous :

« Aujourd'hui, nous apportons quelques expériences montrant que la chronaxie de subordination est fonction de l'attitude du membre et subit en première ligne une influence réflexe à point de départ musculaire.

« EXPÉRIENCE DU 10 NOVEMBRE. — *Rana fusca* vigoureuse et agile, décérébrée depuis 4 à 5 heures : attachée soigneusement avec un ruban assez large, pour éviter autant que possible les excitations douloureuses. Le sciatique gauche, disséqué avec précaution, est chargé sur l'excitateur à couvercle. On observe à la loupe les seuils

sur le gastrocnémien à travers la peau de la jambe intacte. La cuisse étant immobilisée par les liens, on étend le pied presque en prolongement de la jambe, ou bien on le replie contre la jambe. La chronaxie mesurée au moyen de décharges de condensateurs donne successivement les valeurs suivantes, en millièmes de microfarad : pied étendu, chronaxie = 22 ; pied fléchi, chronaxie = 13 ; pied étendu, chronaxie = 32 ; pied fléchi, chronaxie = 20. On coupe les nerfs lombaires gauches ; reprenant les mesures de chronaxie 10 minutes plus tard, on obtient : pied étendu, 39 ; pied fléchi, 39. Ainsi, le nerf moteur, indifférent à la posture du membre lorsqu'il est séparé des centres, présente, lorsqu'il subit l'influence normale de tous les centres jusqu'au mésencéphale, une chronaxie plus petite que sa valeur de constitution, comme nous l'avons dit, mais particulièrement diminuée dans l'attitude où le muscle considéré est tendu.

« Le phénomène s'observe de même sur une grenouille intacte, ayant conservé son cerveau ; la moelle séparée de l'encéphale garde peut-être une action légère, douteuse jusqu'à vérification plus serrée.

« EXPÉRIENCE B DU 20 NOVEMBRE, dans ces conditions : pied fléchi, chronaxie = 29 à 35 ; pied étendu, chronaxie = 45 à 50 ; pied fléchi, chronaxie = 35 ; pied étendu, chronaxie = 50 à 55. On coupe le bulbe ; on trouve 10 minutes plus tard : pied étendu, 55, pied fléchi, 52. Nous avons répété, avec des résultats analogues, des expériences en nombre suffisant pour être en droit de donner comme typiques les deux exemples ci-dessus.

« Le phénomène est particulièrement marqué sur le gastrocnémien ; un de ses antagonistes, le tibial, plus difficile d'ailleurs à observer avec précision, donne des variations beaucoup moins amples, de sens inverse par rapport au mouvement du pied, mais de même sens par rapport à lui, soit une diminution de chronaxie quand le pied est en extension, c'est-à-dire quand le muscle est tendu, comme le gastrocnémien dans la flexion. Un essai sur les antagonistes de la cuisse (triceps et semi-membraneux, excitation portée sur les nerfs lombaires) nous a donné la même relation avec la posture de la jambe par rapport à la cuisse. Le phénomène paraît donc général. Toutefois nous devons dire que, sur quelques individus, nous ne l'avons pas retrouvé ; dans ces cas, toute subordination

paraissait faire défaut, la chronaxie n'étant que peu ou pas modifiée par la section du nerf en amont des électrodes : pour des expériences comme celles-ci, on doit choisir des animaux vigoureux et agiles. Chez les mammifères, le phénomène se retrouve certainement ; c'est même là que nous l'avons d'abord entrevu ; mais nous n'avons pas encore pu obtenir de bonnes mesures, en raison de la perturbation causée par les anesthésiques dont il faudra préalablement débrouiller l'action très complexe.

« Cette influence de la posture ne peut être que réflexe. Les expériences suivantes montrent que l'origine du réflexe est essentiellement la tension du muscle en cause. La grenouille étant disposée comme précédemment, et l'excitation portant sur le sciatique, on résèque le tendon d'Achille ; une épingle fichée dans ce tendon peut être piquée dans la planchette de liège formant support, de façon à tendre le gastrocnémien ou à le laisser relâché ; ce dispositif très simple suffit pour mettre en évidence l'influence réflexe de la tension musculaire.

« EXPÉRIENCE C DU 20 NOVEMBRE. — Gastrocnémien relâché, chronaxie = 30 ; gastrocnémien tendu, chronaxie = 30 ; puis les nerfs lombaires étant coupés, gastrocnémien relâché, chronaxie = 55 ; gastrocnémien tendu, chronaxie = 55.

« La diminution de chronaxie est progressive suivant la tension, du moins pour les premiers stades de tension. Au tendon réséqué du gastrocnémien, genou bien fixé sans lésion, nous attachons directement, par un fil passant sur une poulie de renvoi, d'abord un léger plateau d'aluminium, puis successivement, dans ce plateau des poids croissants.

« EXPÉRIENCE DU 22 NOVEMBRE. — Grenouille à centres intacts. On obtient successivement les valeurs suivantes pour la chronaxie mesurée sur le sciatique : gastrocnémien sans aucune charge, chronaxie = 30 ; portant le plateau seul, chronaxie = 28 ; le plateau + 1 gramme, chronaxie = 24 ; + 2 grammes, chronaxie = 22 ; + 5 grammes, chronaxie = 22 ; + 10 grammes, chronaxie = 19-20. Après un intervalle de 5 minutes ; sans aucune charge, chronaxie = 38 ; plateau seul, chronaxie = 23 ; plateau + 10 grammes, chronaxie = 17 ; + 5 grammes, chronaxie = 19 ; + 2 grammes, chronaxie = 23 ; + 1 gramme, chronaxie = 24 ; sans aucune charge, chronaxie = 32 ; plateau + 30 grammes, chronaxie = 17. On détruit la moelle ;

10 minutes plus tard, sans aucune charge = 39 ; tendu par le plateau + 10 grammes = 39. Toutes les charges ci-dessus sont modérées ; une secousse du muscle soulève notablement un poids de 100 grammes.

« Il est évident que ce phénomène est en relation avec les résultats classiques des belles recherches de Sherrington ; mais la nature exacte de cette relation ne pourra être indiquée qu'après des expériences spéciales. Pour le moment, afin de marquer cette relation sans rien préjuger, nous nous contenterons d'exprimer nos résultats dans des termes empruntés à Sherrington. La chronaxie de subordination dans les nerfs moteurs des membres est essentiellement posturale ; elle est réglée pour chaque muscle par un réflexe proprioceptif. »

Ainsi, apparaît nettement un mécanisme régulateur (agissant en première ligne) pour la subordination motrice périphérique : la posture ; et celle-ci joue par voie réflexe, par l'intermédiaire des centres, puisque son influence disparaît quand le nerf moteur est séparé de ces derniers. Ajoutons que, par la suite, cette expérience fondamentale a été assez exactement confirmée par K. Hayasi et G. Rettler (1935) chez le même animal, lors de l'étirement passif (« *Anspannung* ») du muscle gastrocnémien.

TRAVAUX DE A. RUDEANU ET M. BONVALLET
CHEZ LE PIGEON (1932)

Parmi les quelques expériences ultérieurement inspirées par celle de L. et M. Lapicque, nous citerons d'abord les recherches chez le pigeon de A. Rudéanu et M. Bonvallet, car elles comportent des mesures faites également de manière directe, au niveau des nerfs dénudés. Elles ont été résumées dans une note à la *Société de Biologie* (1932) et exposées avec tous leurs détails dans la thèse de A. Rudéanu (1933).

Les mesures furent faites sur les deux branches de division du nerf sciatique, chargées successivement sur une petite électrode à crochet terminal, la patte étant portée de l'extension forcée à la flexion forcée et inversement. Dans ces conditions, les auteurs ont observé, le

plus souvent, une modification des chronaxies des muscles antagonistes de la patte considérée. L'amplitude de cette variation fut en moyenne de 50 0/0, mais put atteindre 100 0/0 quand il s'agissait d'un animal à comportement vif et à subordination nette. Le sens de la variation fut difficile à préciser, car dans 60 0/0 des cas, il y eut inversion du rapport alors que dans 40 0/0 il y eut diminution des deux chronaxies. La comparaison des deux pattes montra, sauf dans un cas, que la variation se faisait dans le même sens des deux côtés. A. Rudéanu termine par l'intéressant commentaire suivant :

« Il résulte donc de ces expériences que tout changement dans la position du membre a amené une variation des chronaxies motrices des muscles considérés. Le rôle de la posture, ainsi que l'ont montré L. et M. Lapique, paraît très important dans la régulation de la chronaxie de subordination.

« Malheureusement ces expériences ne montrent pas grand'chose quant aux sens de ces modifications des chronaxies avec la posture. Suivant l'animal considéré, plus rarement suivant la patte envisagée, les résultats ont été extrêmement variables, ne permettant de dégager aucune règle générale. Pour expliquer cette extrême variabilité, il ne faut pas oublier que nos expériences ont porté sur des animaux à système nerveux complètement intact. D'autre part, il est nécessaire de faire remarquer que nos animaux étaient attachés sur la table d'opération, dans une position plus ou moins artificielle. Enfin, quoique le changement même de position de la patte ait été produit toujours de la même façon, il a pu y avoir une grosse influence sur les variations de chronaxie, selon que l'animal était passif ou opposait de la résistance aux changements de posture qu'on provoquait artificiellement.

« La dissection et le chargement du nerf sur l'excitateur ont produit des lésions qui sont allées dans trois cas jusqu'à l'abolition de toute subordination ; on peut à juste titre se poser la question de savoir si des lésions moins importantes n'ont pas influencé en une certaine mesure les déterminations. Enfin, et ceci concorde parfaitement avec la remarque de L. et M. Lapique dans leurs expériences sur la grenouille, il y eut des animaux à comportement vif qui ont donné des résultats constants et d'autres individus « plus lents », pourrait-on dire, où les résultats ont été variables.

« Quoi qu'il en soit, il résulte de ces expériences que la posture a une influence certaine sur la chronaxie de subordination. Le sens de

la variation de ces chronaxies et leur déterminisme demanderaient à notre avis des recherches complémentaires. »

Dans une seconde série de recherches, A. Rudéanu et M. Bonvallet ont étudié l'effet des altérations des fonctions cérébelleuses. Indépendamment des modifications du rapport des chronaxies des muscles antagonistes des extrémités, que nous avons déjà citées (III^e partie, chapitre V), ils ont constaté, comme seconde conséquence, la disparition de l'influence de la posture sur les mêmes chronaxies ; la disparition de cette influence fut totale.

De plus, dans deux cas, ils ont mis en évidence ce fait que des deux perturbations entraînées par l'altération des fonctions cérébelleuses, la première à apparaître était celle portant sur la posture. Ils ont fait cette constatation dans deux de leurs sept expériences d'application de cocaïne sur le cortex cérébelleux. Le réglage postural des chronaxies des antagonistes leur paraît ainsi plus sensible à l'action des perturbations fonctionnelles cérébelleuses que le seul maintien de la différenciation chronaxique des mêmes muscles.

L'ensemble des travaux de A. Rudéanu et M. Bonvallet confirme chez le pigeon, d'une part l'existence de modifications chronaxiques par la posture, et surajoute d'autre part, à une première régulation purement locale et proprioceptive, une seconde régulation cérébelleuse, donc centrale.

Les remarques précédemment citées de A. Rudéanu montrent, de plus, la nécessité de préciser un certain nombre de précautions expérimentales, et laissent entrevoir l'intérêt d'une démonstration plus valable encore à demander à des expériences conduites chez des organismes intacts et placés dans des conditions d'observation aussi peu anormales que possible. C'est à cela que vont tendre peu à peu les recherches suivantes.

CHAPITRE II

RECHERCHES, CHEZ L'HOMME, DE MODIFICATIONS CHRONAXIQUES SOUS L'INFLUENCE DE LA POSTURE

Les documents correspondants vont marquer un double progrès ; d'une part, ils vont étendre le problème aux mammifères et, d'autre part, ils vont ne comporter que des mesures percutanées. Par contre, ils nous paraissent mériter d'être distingués en deux catégories, selon qu'ils auront été recueillis chez des malades ou chez des sujets normaux.

A. — DOCUMENTS PATHOLOGIQUES

SYNDROMES PARKINSONIENS

RECHERCHES DE G. BOURGUIGNON ET DE G. MARINESCO DANS LE SYNDROME PARKINSONNIEN POST-ENCÉPHALITIQUE (1927). — Nous ne ferons que rappeler la note de ces auteurs à la *Société de Biologie*, note que nous avons déjà analysée à propos de la genèse de la notion de subordination (II^e partie, chapitre premier).

Elle ne nous intéresse ici, que par une indication très accessoire et indirecte, à savoir que chez les parkinsoniens post-encéphalitiques, les mêmes influences pharmacodynamiques (scopolamine, éserine) peuvent modifier parallèlement les chronaxies périphériques et l'attitude spontanément prise par les segments de membre correspondants.

HÉMIPLÉGIE

RECHERCHES DE G. MARINESCO, O. SAGER ET A. KREINDLER DANS L'HÉMIPLÉGIE (1929-1930). — Ces recherches intéressent directement notre sujet.

Ayant étudié seize hémiplegiques, dont douze présentaient une contracture pyramidale typique, l'examen du membre supérieur étant pratiqué dans la position assise et celui du membre inférieur dans le décubitus dorsal, ils comparèrent les valeurs des chronaxies en mettant le segment de membre tantôt en extension, tantôt en flexion. Ils constatèrent alors que le muscle contracturé présente une diminution de chronaxie quand on le soumet à l'étirement passif.

Voici, par exemple, les chiffres concernant deux séries de muscles antagonistes, au niveau de l'avant-bras et du bras :

	Muscle relâché	Muscle tendu
Fléchisseur commun profond des doigts .	0 ⁵ 36	0 ⁵ 18
Extenseur commun des doigts (Point supérieur)	0 ⁵ 44	0 ⁵ 42
Biceps	0 ⁵ 18	0 ⁵ 09
Triceps	0 ⁵ 28	0 ⁵ 42

La loi paraît donc claire pour le muscle siège de la contracture : sa mise en tension provoque une baisse de la chronaxie.

Pour le muscle antagoniste, non contracturé, les faits ne paraissent pas aussi simples ; la mise en tension peut soit n'entraîner aucune modification (avant-bras), soit produire un allongement (bras).

Les auteurs ont mentionné la même constatation, l'année suivante, dans leur article des *Archiv für Psychiatrie*, intitulé : « *Ueber eine neue Methode der Funktionsforschung des Zentralnervensystems : Die Subordinationschronaxie in der Pathologie.* »

En 1930 également, G. Marinesco et A. Kreindler publièrent dans la *Revue Neurologique* un mémoire consacré à l'étude chronaximétrique de quelques réflexes pathologiques ; les résultats précédents y sont commentés de la façon suivante :

« Il est évident que chez l'homme nous ne mesurons que des chronaxies de subordination. Mais dans différents états pathologiques c'est tantôt l'un des groupes de centres moteurs qui souffre, tantôt l'autre, et nous arrivons à étudier les chronaxies de subordination dans ces différentes conditions. Chez l'homme normal, la chronaxie du neurone moteur périphérique n'est, en effet, comme nous l'avons déjà remarqué ailleurs, que la résultante de l'action des différents centres moteurs (extra-pyramidaux et pyramidaux) sur celui-ci. Quand ces différentes actions ne s'équilibrent plus au niveau du neurone périphérique par suite d'une diminution fonctionnelle d'un groupe de centres, il apparaît des modifications chronaxiques de ce neurone qui nous font entrevoir le mécanisme du fonctionnement normal. C'est ainsi, par exemple, que chez l'homme normal nous ne constatons pas de modifications des chronaxies neuro-musculaires avec l'état de tension du muscle. Mais chez l'hémiplégique, nous avons pu montrer que la tension du muscle contracturé diminue les chronaxies de ce muscle, tandis que la tension de son antagoniste augmente ses chronaxies. De même dans la rigidité décérébrée chez l'homme, la position de la tête, en déclenchant les réflexes profonds du cou, fait varier les chronaxies musculaires, en les diminuant pour le muscle contracté. Il en résulte donc que des réflexes proprioceptifs (état de tension du muscle, réflexe profond du cou) modifient tout au moins dans certains états pathologiques la chronaxie du neurone périphérique. Si nous rapprochons ces données de celles de L. et M. Lapicque, nous devons admettre l'existence d'un tel mécanisme, même à l'état normal. »

De ces conclusions de G. Marinesco et A. Kreindler il ressort qu'un tel mécanisme régulateur par la posture s'extérioriserait nettement chez l'hémiplégique dans le territoire de la contracture pyramidale, mais qu'il serait masqué chez l'homme normal.

INVERSION POSTURALE DU SIGNE DE BABINSKI (PHÉNOMÈNE DE GUILLAIN-BARRÉ, 1916)

Nous terminerons l'énumération critique des apports pathologiques concernant le rôle éventuel de la posture, par ceux portant sur l'inversion du réflexe cutané plantaire en extension. Mais avant de discuter les documents chronaxiques, nous préciserons très exacte-

ment les documents cliniques et nous les préciserons même, d'abord, au point de vue historique. En effet, ce phénomène d'un très réel intérêt a peut-être été peu remarqué en France, ou a paru en quelque sorte troublant, parce que semblant contredire la rigueur de l'interprétation que Babinski avait donnée du réflexe cutané plantaire en extension comme témoin d'une interruption du faisceau pyramidal; celle-ci ne saurait être modifiée, en effet, par un changement d'attitude. A l'étranger au contraire, spécialement dans les publications de langues allemande et russe, il est devenu rapidement classique, mais le mérite de la découverte est rapporté à tort à P. Boveri et à Z. Bychowski (1). En réalité, un tel mérite revient exclusivement à G. Guillain et à J. A. Barré qui, non seulement le mirent en évidence dans une première communication à la Société Médicale des Hôpitaux de Paris (« *Sur le réflexe cutané plantaire dans un cas d'ataxie aiguë, état différent de ce réflexe suivant la position du malade* », février 1916), mais définirent parfaitement, d'autre part, toutes les conditions très spéciales de son apparition, dans une seconde communication (« *Sur la modalité réactionnelle différente du réflexe cutané plantaire examiné en position dorsale et en position ventrale dans certains cas de lésions pyramidales* », mars 1916). Ils montrèrent que certains sujets, présentant dans le décubitus dorsal jambes étendues un réflexe cutané plantaire en extension, répondent au contraire à l'excitation plantaire dans le décubitus ventral jambes fléchies à angle droit, par une flexion du gros orteil. Il est certain que, dans l'esprit des auteurs, le facteur fondamental ait paru résider dans le passage du décubitus dorsal au décubitus ventral, mais ils ont néanmoins parfaitement spécifié, chez leur premier malade, que « dans la position ventrale simple, les pieds débordant le plan du lit, l'excitation cutanée plantaire détermine chez notre malade le réflexe en extension du gros orteil, que cette extension est encore déterminée par toute excitation plantaire, dans la position assise, les jambes pendantes; l'inversion du réflexe pathologique n'est donc visible que dans la position ventrale avec flexion à angle droit des jambes sur la cuisse. »

(1) Il suffit de consulter, par exemple, le long mémoire de H. J. Katzenstein : « Ueber verschiedene Reaktionen bei Reizung der Fusssohle. Ein Beitrag zum Problem des Babinskischen Phänomens und zur Lehre der « Reflexumkehr ». (Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk., 1931, CXXII, p. 137), ainsi que le mémoire de M. Kroll, D. A. Markow et N. Kantor, que nous reprendrons plus loin.

Par conséquent, les publications de P. Boveri et de Z. Bychowski sont nettement postérieures et n'ont apporté aucune donnée intéressante supplémentaire. Aussi nous paraît-il de toute justice, de désigner dorénavant cette possibilité d'inversion du signe de Babinski par le terme de *phénomène de Guillain-Barré*.

Peut-être, par contre, est-il intéressant d'en rapprocher un fait constaté par F. M. R. Walshe (1923), chez un sujet présentant une quadriplégie spasmodique avec rigidité par décérébration et avec phénomène de Magnus et de Kleyn; le réflexe plantaire passait de l'extension à la flexion, et d'un côté seulement, selon que le phénomène de Magnus et de Kleyn était déclenché dans un sens ou dans l'autre.

Le phénomène de Guillain-Barré avait été retenu par L. Lapique comme extrêmement suggestif, et comme susceptible de révéler, au point de vue chronaxique, une influence posturale. Après sa communication de 1928, avec M. Lapique, sur la régulation posturale de la chronaxie de subordination chez la grenouille, il nous avait demandé d'étudier, sous cet angle, cette inversion du signe de Babinski. L'année suivante, il nous fut donné d'observer une malade qui paraissait répondre à ces conditions; en réalité, elle devait être l'occasion de la mise en évidence d'une cause d'erreur, d'une fausse apparence d'un phénomène de Guillain-Barré, qui nous paraît d'ailleurs intéressante à bien connaître. Sans entrer dans le détail de l'observation, qui a fait l'objet d'une communication de nous-mêmes avec G. Bourguignon (*Société de Neurologie*, 6 mars 1930), disons simplement qu'aucune variation chronaxique selon la posture ne pût être mise en évidence chez elle, et contentons-nous de citer le passage consacré, dans cette communication, à la cause d'erreur signalée :

« Enfin nous avons cherché si la position de la malade influait sur le signe de Babinski. Cette recherche nous a révélé une cause d'erreur qu'il nous paraît intéressant de signaler. Si on met la malade en position ventrale, il semble, au premier abord, que le réflexe plantaire droit passe d'extension en flexion. En réalité, il s'agit d'une apparence de flexion. En effet, si on ne fixe pas le pied préalablement en flexion dorsale il se produit un fort mouvement de flexion dorsale du pied qui entraîne une flexion passive des orteils. Si on empêche

cette forte flexion dorsale du pied de se produire, on retrouve le réflexe typique en extension.

« Il y a là une difficulté qu'on rencontre aussi dans l'examen électrique des extenseurs des orteils, même en position dorsale. Si, pendant l'excitation électrique des extenseurs, on ne fixe pas le cou-de-pied, on obtient une flexion dorsale du pied, sans extension, quelquefois avec flexion passive des orteils. On croirait exciter les fléchisseurs des orteils. Dès qu'on s'oppose à cette flexion dorsale du pied, la flexion passive des orteils disparaît et on obtient une belle extension des orteils. »

Par la suite, il nous fut donné de rencontrer, à quelques reprises, cette apparence d'inversion du signe de Babinski, ainsi que quelques cas de phénomène de Guillain-Barré légitime, mais dans des conditions d'examen qui ne permirent pas un contrôle chronaxique parallèle. Nous ne devons avoir semblable opportunité que plus récemment, à propos d'un cas de sclérose en plaques étudié avec H. Beau et encore inédit.

Chez ce malade, présentant une quadriplégie spasmodique pure mais à prédominance gauche, l'excitation de la plante du pied, en position de décubitus dorsal, jambes étendues, montrait une réponse en extension des deux côtés. En position de décubitus ventral, jambes fléchies, le réflexe cutané plantaire du côté droit ne changeait pas, alors que, du côté gauche, apparaissait une réponse en flexion incontestable, surtout si l'on prenait soin de ne produire qu'une excitation juste supra-liminaire, n'entraînant qu'un mouvement des orteils, sans mouvement associé du pied.

Si, dans la même position ventrale, on plaçait les jambes en extension, on voyait disparaître cette inversion du signe de Babinski, la réponse en extension redevenant bilatérale.

Or, les valeurs de chronaxie, obtenues dans les positions correspondantes, pour deux muscles antagonistes du premier orteil [long extenseur propre et court abducteur (point moteur supérieur)], furent les suivantes :

Décubitus dorsal (Jambes allongées)	Chronaxie	Réflexe
Extenseur du premier	0 ^σ 56	} Extension
Court abducteur du premier	0 ^σ 24	

Nous trouvons donc les valeurs caractéristiques d'un signe de Babinski légitime, l'extenseur ayant doublé et le fléchisseur ayant diminué de moitié.

Décubitus ventral (Jambes allongées)	Chronaxie	Réflexe
Extenseur du premier.	0 ⁷ 22	Extension
Court abducteur du premier. . .	0 ⁹ 22	

Le syndrome chronaxique pyramidal persiste et même s'affirme, la chronaxie de l'extenseur croissant encore légèrement.

Décubitus ventral (Jambes fléchies)	Chronaxie	Réflexe
Extenseur du premier.	1 ⁷ 16	Flexion
Court abducteur du premier. . .	0 ⁵ 40	

Ici la chronaxie de l'abducteur a crû légèrement, mais sans que sa valeur s'écarte nettement des limites, abaissées de moitié par rapport à la normale, observées chez les pyramidaux (0⁷16 à 0⁵34), au contraire celle de l'extenseur a quadruplé par rapport à la normale.

On pourrait tenter de pousser l'analyse, en ce qui concerne le mécanisme du réflexe, en particulier par rapport à la chronaxie sensitive correspondante. Mais ce qui nous intéresse ici se limite à la mise en évidence de variations chronaxiques parallèles aux variations cliniques et posturales. A ce point de vue, le fait paraît net : *Quand on superpose, chez ce malade pyramidal, les effets d'une double variation posturale, générale (décubitus ventral) et locale (flexion segmentaire), on voit le réflexe s'inverser et la chronaxie de l'extenseur augmenter considérablement.*

B. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME NORMAL

Deux opinions différentes s'opposent quant à la réalité de modifications chronaxiques par la posture, chez l'homme normal.

NÉGATION DE G. BOURGUIGNON

G. Bourguignon a affirmé depuis longtemps, et d'une façon catégorique, qu'il n'existait pas de modifications chronaxiques selon l'état de relâchement complet ou incomplet du muscle. Voici le texte même de sa thèse (p. 347) :

« Mon collaborateur, le docteur Radovici a bien voulu se prêter à ces expériences et me servir de sujet.

« J'ai fait l'expérience sur le biceps, sur l'extenseur commun des doigts et sur le fléchisseur profond des doigts.

« Après avoir mesuré la chronaxie au point moteur du muscle, le sujet se relâchant bien, je la mesure de nouveau pendant que le sujet maintient le muscle examiné en état de contraction à des degrés variables jusqu'au maximum de contraction. Quel que soit le degré de la contraction maintenue la chronaxie est toujours la même ; les variations sont toujours comprises entre les limites normales.

« Bien entendu, on ne doit pas prolonger l'expérience jusqu'à la fatigue, sans quoi on ferait intervenir un nouveau facteur qui n'existe d'ailleurs pas chez les sujets dont les muscles sont contracturés.

« Pour maintenir le muscle étudié à un degré de contraction déterminé, on fixe sur un plan résistant l'une des extrémités du segment du membre et l'autre extrémité se déplace devant un index placé à une hauteur déterminée au-dessus du plan de la table ; le sujet maintient l'extrémité du segment étudié à la hauteur de cet index....

« Au cours de ces expériences, j'ai pu me convaincre que si les contractions du muscle examiné ne gênent pas la mesure de la chronaxie, il n'en est pas de même de la contraction d'un antagoniste.

« Ainsi, on trouve des valeurs variables et par suite erronées de la chronaxie, en demandant au sujet de contracter plus ou moins les fléchisseurs pendant l'examen des extenseurs ou *vice versa*. Le fait s'explique très bien. La contraction de l'antagoniste s'oppose au mouvement produit par le muscle excité. Le seuil varie donc avec l'intensité de cette opposition.

« Une conséquence pratique de ces faits est que, chez les sujets qui se relâchent mal, on obtient de meilleures mesures en leur

demandant de contracter légèrement le muscle qu'on veut examiner, au lieu de leur demander de se mettre dans un état de relâchement complet qu'ils sont incapables de réaliser. Depuis que j'emploie ce procédé, je ne suis plus arrêté par la difficulté que présentent certains sujets à se relâcher complètement.

« Ces expériences montrent donc, avec l'évidence la plus grande, que la contraction tonique d'un muscle normal ne modifie pas sa chronaxie.

« On ne pourra donc pas considérer le mauvais relâchement comme une cause d'erreur. »

Nous avons tenu à citer textuellement G. Bourguignon pour la discussion ultérieure, en particulier pour la modification de sa pensée qu'il apportera en 1934.

Soulignons combien sa conclusion est catégorique à cette date, mais remarquons dès maintenant que, dans la phrase mise en italique, G. Bourguignon a généralisé à la contraction tonique, alors qu'en réalité ses expériences, sur Radovici comme sujet, n'ont porté que sur le *maintien volitionnel d'un certain degré de contraction*.

Il y aura là pour nous plus qu'une nuance, car, en définitive, l'étude de G. Bourguignon n'a pas porté sur une influence posturale pure, c'est-à-dire sur un étirement ou un raccourcissement passif d'un groupe musculaire avec modification inverse dans le groupe antagoniste.

AFFIRMATIONS CONTRAIRES

Plusieurs séries de recherches vont contredire, par la suite, les conclusions initiales de G. Bourguignon.

NOTE D. A. MARKOW (1929). — Cet auteur a fait des mesures de chronaxie chez quinze médecins, au niveau du biceps et de l'extenseur commun des doigts, dans quatre états différents du muscle : repos, contraction volitionnelle maximale, allongement passif et relâchement total.

Ses conclusions s'opposent déjà à celles de G. Bourguignon en ce qui concerne la contraction volontaire, car il admet l'existence d'une élévation marquée de la chronaxie dans cette condition.

D'autre part, l'extension passive entraîne une augmentation légère, discutable même, de la chronaxie; le relâchement total entraîne peut-être une diminution, aussi légère et aussi discutable.

Par ailleurs, l'auteur précise deux points particuliers : il n'y a aucune répercussion réflexe du côté opposé, et la représentation intellectuelle du mouvement n'entraîne aucune influence sur la chronaxie.

Au total, le travail de D. A. Markow contredit essentiellement les constatations précédentes concernant la contraction volontaire, mais elles restent encore très douteuses pour ce qui relève d'une action posturale.

NOTE A L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE H. LAUGIER, W. LIBERSON ET B. NÉOUSSIKINE (1930). — Ces auteurs apportent trois séries différentes de chiffres.

Dans une première recherche, ils ont mesuré la chronaxie du biceps complètement relâché (avant-bras reposant demi-fléchi et inerte sur une table), puis en hyperextension passive (coude fixé par un support et poids suspendu au poignet). Sur dix-sept expériences, six ne montrèrent aucune variation, cinq une baisse légère et six une baisse nette de chronaxie lors de l'hyperextension (de 0,012 à 0,007 μ F. dans leur exemple); mais cette réaction s'épuise vite, comme si ce mécanisme régulateur se fatiguait.

Dans une seconde recherche, portant sur les extenseurs et les fléchisseurs des doigts, ils constatèrent des réponses inverses. Sur vingt-deux mesures, l'hyperextension des fléchisseurs entraîna dix-sept fois une baisse très minime (de l'ordre de 0,04 à 0,03 μ F.), mais celle des extenseurs entraîna seize fois une augmentation qui fut plus nette (de l'ordre de 0,15 à 0,24 μ F.).

Dans une dernière recherche, ils confirmèrent la notion précédente en mesurant la variation de la chronaxie d'un muscle antagoniste lors du changement de posture de l'agoniste. Ainsi l'hyperextension des extenseurs (dont la chronaxie augmente), s'accompagne d'une baisse de la chronaxie des fléchisseurs.

Ajoutons que, peu après, H. Laugier et B. Néoussikine constatèrent que la posture intervenait dans la diffusion d'une excitation. Etudiant comment diffuse l'excitation chez un sujet qui maintient étendu son index soutenant un poids (de 50 à 200 grammes), ils notent d'abord des variations individuelles. Mais, si les autres doigts

sont, au départ, dans une position déterminée, la diffusion se fait alors selon la posture, dans les extenseurs si les doigts étaient en extension, dans les fléchisseurs si les doigts étaient en flexion. « Ainsi l'excitation se généralise dans un domaine musculaire ou dans un autre, suivant l'attitude initiale des muscles ».

Remarquons que l'on retrouve là le fait général, signalé par Uexküll, qu'une excitation partie d'un centre nerveux se propage toujours vers le muscle dont la tension est prédominante.

Trois ans plus tard, ces auteurs, avec L. Alexiu, montrèrent que la diffusion de l'excitation, au cours d'un effort physique limité à un groupe musculaire, entraîne des modifications chronaxiques de sens variable, mais pouvant atteindre 50 0 0, dans les muscles antagonistes et les muscles symétriques. Peut-être existerait-il une différence dans cette diffusion selon que le sujet est droitier ou gaucher.

Les mesures initiales de H. Laugier et de ses collaborateurs constituent donc un document d'un grand intérêt pour notre point de vue, car elles concernent, pour la première fois chez l'homme normal, une influence réellement posturale et elles suggèrent l'existence d'un mécanisme régulateur correspondant.

MÉMOIRE DE M. KROLL, D. A. MARKOW ET N. KANTOR (1932). — Les recherches de ces auteurs furent inspirées par le phénomène de l'inversion du signe de Babinski (dont ils attribuent également la découverte à P. Boveri et à Z. Bychowski). Ils recherchèrent si les conditions permettant d'objectiver l'inversion du signe de Babinski, n'entraînaient pas, chez le sujet sain, des modifications du tonus et de la chronaxie. Ils conclurent à la réalité de telles modifications chronaxiques par la posture, mais en proposant de voir le facteur actif, moins dans le passage du corps entier de la position dorsale à la position ventrale que dans le passage de la jambe de l'extension à la flexion. Voici leurs chiffres concernant une femme (atteinte d'une lésion de plexus brachial) et examinée en position ventrale.

	Jambe allongée	Jambe fléchie
Fléchisseur des orteils	0 ⁵ 30	0 ⁵ 30
Extenseur des orteils.	0 ⁵ 42	0 ⁵ 37

Le rapport varie donc, lors du passage de l'extension à la flexion, d'une valeur légèrement supérieure à l'unité à une valeur légèrement

inférieure à celle-ci. C'est ceci, disent-ils, qui doit permettre de comprendre l'inversion du signe de Babinski par la posture :

« In der Tat, dem dorsalen Typus des Fuszsohlenreflexes bei gestrecktem Bein entspricht die gröszere Erregbarkeit, die kürzere Chronaxie, der Dorsalbeuger im Vergleich zu den Plantarbeugern. Das Umgekehrte ist bei gebeugtem Knie der Fall. In der Tat der kürzeren Chronaxie der Plantarbeuger entspricht die Inversion des Babinski. Es erübrigt zu bemerken, dasz bei Gesunden der *motorische Effekt* sich unter dem Einfluss der Lageveränderung des Beines nicht ändert : Fuszsohlenreizung ruft in beiden Lagen Plantarbeugung der Zehen hervor, trotz der Chronaxie bzw. der Tonusverschiebungen. Es ist hier noch hinzuzufügen, dasz bei den Pyramidenkranken auch die Bauchlagerung zur Tonusverschiebung führt, und zwar nur auf der affizierten Seite. So haben wir eine neue, bisher noch nicht beschriebene Asymetrie festgestellt, welche in zweifelhaften Fällen für eine Pyramidenläsion sprechen wurde. »

« En effet, au type dorsal du réflexe plantaire dans l'extension de la jambe, correspond la plus grande excitabilité, la plus petite chronaxie, des extenseurs par rapport aux fléchisseurs. L'inverse a lieu quand le genou est fléchi. A la chronaxie la plus brève des fléchisseurs correspond l'inversion du signe de Babinski. Mais il faut remarquer que, chez les sujets sains, l'*effet moteur* ne se modifie pas sous l'influence du changement de position de la jambe ; l'excitation plantaire entraîne dans les deux positions la flexion des orteils, malgré des modifications chronaxiques, donc toniques. Il faut alors ajouter que, chez les sujets pyramidaux, la position ventrale entraîne de son côté une modification du tonus, mais seulement du côté intéressé. Nous avons ainsi démontré une nouvelle asymétrie, non encore décrite, et qui, dans les cas douteux, plaiderait en faveur d'une lésion pyramidale. »

Remarquons qu'en réalité, les auteurs ne font qu'aboutir sur un plan théorique, à la double condition, parfaitement définie cliniquement par G. Guillain et J. A. Barré, d'un syndrome pyramidal et du décubitus ventral avec flexion de la jambe. Ajoutons encore que M. Kroll, D. A. Markow et N. Kantor voient dans tout ceci une analogie avec le « *Kratzreflex* » du chien spinal, dont la réponse varie, selon la position de l'animal, pour une même localisation de l'excitation.

Abandonnons les considérations de ces auteurs sur l'inversion du signe de Babinski, l'accord étant net avec tout ce que nous avons dit précédemment, et retenons essentiellement le fait que, chez l'homme normal, un changement de posture de la jambe peut entraîner des modifications chronaxiques dans les muscles correspondants. Le même fait va être mis en évidence, au niveau des membres supérieurs, selon que l'avant-bras sera en pronation ou en supination. Voici l'un de leurs deux exemples :

	Pronation	Supination
Fléchisseur commun des doigts.	0 ⁷ 15	0 ⁷ 15
Extenseur commun des doigts :		
Point moteur supérieur	0 ⁷ 54	0 ⁷ 25
Point moteur inférieur	0 ⁷ 25	0 ⁷ 25

La chronaxie du fléchisseur n'a pas varié, celle du point moteur supérieur de l'extenseur a diminué de moitié, et le rapport, sans changer de sens, tend vers l'unité (1).

Remarquons que les auteurs n'apportent pas de mesures concernant les déplacements du coude en flexion ou en extension, ni de mesures faites chez des sujets pyramidaux. Par contre, ils signalent, sans détails, l'absence des modifications précédentes dans le tabes, et ils évoquent le problème de la position « commode » (« *bequem* ») de Goldstein, problème intéressant pour les travailleurs manuels, spécialement dans l'industrie. Le reste de ce mémoire a déjà été cité à propos des réflexes toniques profonds du cou et du rôle du système sympathique.

(1) En réalité, les auteurs sont gênés par le fait que la chronaxie du point moteur inférieur de l'extenseur n'a pas changé et ils demandent à en faire abstraction (« *Sehen wir von der unveränderten Chronaxie des unteren Punktes des M. extensor dig. com. ab, so erweisen sich wesentliche Tonusverschiebungen in den Testmuskeln, den Beugern und Streckern der Finger* »). « Si nous faisons abstraction de la chronaxie inchangée du point moteur inférieur de l'extenseur commun des doigts, on voit apparaître des modifications toniques fondamentales dans les muscles étudiés, les fléchisseurs et extenseurs ». En réalité, c'est une erreur de faire abstraction du point moteur inférieur de l'extenseur, car il complète admirablement la démonstration. Il suffit de se rappeler qu'il correspond à la fonction de ce muscle en tant que synergique de l'agoniste et non en tant qu'antagoniste. Le fait que sa chronaxie comme celle du fléchisseur ne change pas, devient frappant.

A la fin de ce chapitre, nous devons dire que ces différents travaux n'entraînèrent nullement l'adhésion de G. Bourguignon qui, spécialement à propos des expériences de H. Laugier, W. Liberson et B. Néoussikine, objecta l'inconstance des résultats, le peu d'amplitude des variations (spécialement pour l'allongement passif des fléchisseurs), et surtout le fait que les mesures étaient effectuées dans des *attitudes forcées, rapidement fatigantes, voire même douloureuses*. Une autre objection peut être tirée encore du fait que les changements de posture entraînent de nouvelles mises en place de l'électrode et que l'on peut toujours craindre un repérage moins parfait du point moteur.

Enfin, l'homme peut être accusé de constituer parfois un mauvais sujet d'expérience, capable d'introduire des causes d'erreur malgré sa bonne volonté, ou même à cause de celle-ci, par des variations de relâchement ou des déplacements musculaires par exemple.

Exposons maintenant comment nous avons tenté personnellement, chez l'animal, de lever ces objections.

CHAPITRE III

PREMIÈRE SÉRIE DE RECHERCHES PERSONNELLES CHEZ LE CHIEN

VARIATIONS CHRONAXIQUES PAR CHANGEMENT DE POSITION D'UN SEGMENT DE MEMBRE

Cette première série d'expériences a été effectuée à la Sorbonne en 1933 et 1934, avec la collaboration de A. ou B. Chauchard ou de W. Drabovitch, que nous tenons à remercier. Elles furent réalisées dans une salle fermée mais non isolée de façon spéciale (ce détail aura par la suite une certaine signification). Elles ont déjà été résumées dans une note présentée par L. Lapique à l'*Académie des Sciences*, le 2 juillet 1934, et dans un mémoire du *Journ. de Physiol. et de Pathol. générale* (t. XXXIII, p. 88).

Un autre point de départ de la notion d'une influence essentielle de la posture avait été la constatation, dès nos premières mesures chez le chien, d'un rapport approximativement inverse des valeurs des chronaxies obtenues au niveau des mêmes muscles antagonistes, examinés sur les pattes antérieures et sur les pattes postérieures des mêmes animaux. C'est ainsi que nous avons obtenu couramment des résultats analogues à ceux de l'expérience suivante :

CHIENNE RIPPE (28 FÉVRIER)	RHÉOBASE (VOLTS)	CAPACITÉ CHRONAXIQUE (F. 10^{-9})	RHÉOBASE (VOLTS)
<i>Patte antérieure droite :</i>			
Extenseur des orteils	3	25	3
Fléchisseur des orteils	10	18	10
<i>Patte antérieure gauche :</i>			
Extenseur.	4	28	4
Fléchisseur	8	17	8
<i>Patte postérieure droite :</i>			
Extenseur.	8	16	8
Fléchisseur	10	25	10
<i>Patte postérieure gauche :</i>			
Extenseur.	7	16	7
Fléchisseur	10	28	10

Il importe de remarquer que cette expérience avait été effectuée dans les conditions qui seront précisées plus loin, mais avec un circuit non shunté, d'où les faibles valeurs obtenues pour les rhéobases. Mais le contraste entre les mêmes muscles antagonistes des membres antérieurs et des membres postérieurs apparaît déjà nettement. Dans les autres expériences, faites après introduction du shunt dans le circuit, nous avons obtenu sur trois chiens, les valeurs moyennes suivantes :

	Capacité chronaxique
<i>Pattes antérieures :</i>	—
Extenseur.	25 à 30 m μ F.
Fléchisseur	15 à 30 m μ F.
<i>Pattes postérieures :</i>	
Extenseur.	16 à 35 m μ F.
Fléchisseur	25 à 60 m μ F.

Pour expliquer une telle opposition entre les deux groupes de pattes, nous nous sommes demandé s'il ne fallait pas faire intervenir l'attitude différente que l'on laisse prendre à l'animal, selon qu'il abandonne aux mesures soit sa patte antérieure (chien couché sur le ventre, pattes repliées), soit sa patte postérieure (chien debout, pattes étendues, ou chien couché sur le ventre, mais les pattes postérieures pendantes), autrement dit s'il ne s'agissait pas d'une simple action posturale. Nous avons été incités, d'autre part, à envisager cette hypothèse, parmi différentes autres, à cause de quelques résultats, obtenus parfois, et donnant aux antagonistes d'une patte

antérieure les valeurs habituellement trouvées chez le même animal au niveau des antagonistes de la patte postérieure.

C'est alors que nous avons recherché un changement éventuel des chronaxies des muscles extenseur et fléchisseur des orteils, selon que la même patte était étendue ou fléchie. Contentons-nous des résultats concernant les pattes antérieures, réservant toutes les mesures concernant les pattes postérieures, comme celles concernant les quatre pattes étudiées au point de vue de leurs modifications isolées ou réciproques; d'autre part, dans toutes les expériences qui vont suivre, les mesures porteront toujours sur la patte antérieure droite.

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE

PRÉCAUTIONS GÉNÉRALES

Il est nécessaire de préciser, au préalable, quelques points de technique, moins au point de vue du dispositif employé qu'au point de vue des précautions indispensables à la mise en évidence du phénomène que nous voulons démontrer.

Le circuit utilisé ne présente aucune particularité spéciale : mesure percutanée par la méthode des condensateurs — circuit shunté avec résistance totale de 10.000 ω — électrode indifférente dans l'anus — électrode active de G. Bourguignon (Walther) placée au point moteur.

Nous insisterons, par contre avec soin, sur les précautions concernant l'animal et destinées à permettre la prise des mesures dans des conditions aussi physiologiquement normales que possible :

Local fermé.

Pas d'administration d'anesthésique, ni même de simple sédatif nerveux.

Pas de muselage.

Pas de lien contenant l'animal, qui repose sur une table matelassée par des couvertures de laine.

Attitude naturelle non forcée, les pattes antérieures étant simplement maintenues par une main dans la position désirée, soit repliées (attitude du sphynx), soit étendues au bord de la table.

L'observation de l'une quelconque de ces précautions pourrait être, d'une part, l'occasion d'une critique, et pourra, comme nous le mentionnons d'autre part, inhiber le phénomène.

INVERSION CHRONAXIQUE DES ANTAGONISTES
PAR MODIFICATIONS DE LA POSTURE LOCALE

Une première série d'expériences, faites dans les conditions précédentes, a habituellement mis en évidence une inversion du rapport des chronaxies des muscles extenseur et fléchisseur des orteils, selon que la patte antérieure était fléchie ou étendue.

Voici les chiffres d'une séance, concernant un premier animal, chez lequel nous avons trouvé des résultats comparables dans onze expériences (Afin de ne pas alourdir l'exposé d'ensemble, nous donnerons les chiffres des autres expériences, non citées dans la suite du texte, en tableaux annexes, à la fin de ce chapitre).

CHIEN TRICEPS (18 MARS)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Patte antérieure droite fléchie :</i>			
Extenseur	23	52	28
Fléchisseur	32	39	32,5
<i>Patte antérieure droite étendue :</i>			
Extenseur	33	37	33
Fléchisseur	36	50	36

Voici, d'autre part, les chiffres d'une des neuf expériences faites chez un second animal.

CHIEN BOB (14 MARS)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Patte antérieure droite fléchie :</i>			
Extenseur	18	28	18
Fléchisseur	15	18	15
<i>Patte antérieure droite étendue :</i>			
Extenseur	19	14	18
Fléchisseur	13	25	13

Un troisième animal (chienne Rippe) a permis à sept reprises des constatations analogues.

Mais nous tenons à souligner que ce phénomène n'est nullement constant, ni au point de vue de l'amplitude, ni peut-être même au point de vue du sens de la variation qu'il peut révéler. En particulier dans quelques cas, nous n'avons obtenu qu'une égalisation des chronaxies comme dans l'expérience suivante :

CHIENNE RIPPE (9 MARS)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Patte antérieure droite fléchie :</i>			
Extenseur.	4	25	4
Fléchisseur	6	16	6
<i>Patte antérieure droite étendue :</i>			
Extenseur.	6	19	6
Fléchisseur	5	18	5

Nous discuterons plus loin les conditions de l'absence du phénomène et nous en verrons la haute signification.

Nous rencontrons là un fait comparable à celui mis en évidence d'une part par L. et M. Lapique sur la grenouille, par A. Rudéanu et M. Bonvallet chez le pigeon et, d'autre part, par H. Laugier, W. Liberson et B. Néoussikine, ainsi que par M. Kroll, D. A. Markow et N. Kantor chez l'homme. Nous avons alors tenté de poursuivre l'analyse systématique du phénomène.

Nous pouvons éliminer, tout d'abord, dans sa production, le rôle de modifications de la résistance cutanée. Les mesures ont été faites le plus souvent avec introduction d'un shunt, mais les expériences faites sans shunt, tout en donnant des rhéobases beaucoup plus faibles, ont montré le même phénomène.

Nous ne croyons pas également que cette inversion chronaxique ait à sa base une action périphérique. On ne peut pas incriminer, en particulier, une modification du point d'application de l'électrode active, liée aux variations de volume du corps musculaire. Des dissections préalables nous avaient permis de préciser la disposition exacte des points moteurs et toutes nos mesures ont été faites au niveau de ceux-ci. D'autre part, la valeur des rhéobases demeure sensiblement comparable dans une position comme dans l'autre.

Nous ne croyons pas, enfin, qu'il faille faire intervenir une souffrance, ni une fatigue musculaire par étirement prolongé, car nous

avons souvent terminé les mesures, en redonnant au membre la position initiale et retrouvé sensiblement les valeurs primitives des rhéobases et des chronaxies. La dernière expérience de ce chapitre en fournira un exemple typique.

Toute la suite de nos expériences va montrer, au contraire, que le phénomène est sous la dépendance d'une action nerveuse centrale.

DISPARITION DU PHÉNOMÈNE SOUS L'INFLUENCE

DES MODIFICATIONS DE L'ÉTAT DES CENTRES NERVEUX

1° INFLUENCE DES ÉTATS D'AGITATION. — Nous avons déjà obtenu cette confirmation en vérifiant l'action des modifications de l'état général des centres, liés aux états de calme ou au contraire d'agitation. En effet, le phénomène ne peut être constaté dans toute sa netteté que si l'animal est maintenu dans un calme parfait. Ainsi va se trouver démontrée la nécessité de le soustraire à tous les excitants externes : bruits, changements d'éclairage, passage d'un étranger, etc...

L'expérience suivante en témoigne nettement ; elle correspond à une série de mesures faites sur un des chiens précédents, alors que cet animal avait été presque constamment agité par les aboiements d'un autre chien, objet d'une expérience dans la salle voisine.

CHIEN TRICEPS (23 MAI)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur	28	42	28
Fléchisseur	26	34	26
<i>Pattes antérieures étendues :</i>			
Extenseur	29,5	55	29,5
Fléchisseur	39	25	39
<i>Patte antérieure droite inchan- gée, la patte antérieure gauche étant ramenée en flexion (1) :</i>			
Extenseur	33	45	33
Fléchisseur	34	37	34

(1) Nous n'insistons pas encore sur l'intérêt de cette troisième position car cet intérêt nous apparaîtra tel, qu'après la discussion des objections, nous lui consacrerons un chapitre spécial (Chapitre V).

2° INFLUENCE DE LA FATIGUE CÉRÉBRALE. — Nous en rapprocherons l'influence analogue de la fatigue cérébrale prolongée, fait que nous avons pu constater chez un de nos trois chiens faisant par ailleurs l'objet de recherches sur les réflexes conditionnés. Le phénomène, obtenu à maintes reprises chez cet animal, faisait complètement défaut après une longue séance de réflexes conditionnés. Voici les chiffres d'une expérience de ce genre :

CHIENNE RIPPE (21 MARS)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur	49	32	49
Fléchisseur	14	17	14
<i>Pattes antérieures étendues :</i>			
Extenseur	25	25	25
Fléchisseur	22	13	22
<i>Patte antérieure droite inchan- gée, patte antérieure gauche ramenée en flexion :</i>			
Extenseur	15	35	15
Fléchisseur	16	20	16

Ainsi se trouve justifiée également la nécessité de ne faire de mesures que sur un animal en état de repos cérébral.

3° INFLUENCE DU SOMMEIL SPONTANÉ ET DE L'ANESTHÉSIE GÉNÉRALE. — Nous en rapprocherons encore l'influence identique du sommeil spontané, qui constitua parfois, pour nous, un véritable obstacle. Nous en étions d'ailleurs avertis, dans une première phase, par l'élévation marquée de la valeur des chronaxies ; par exemple dans une expérience, pour la même position des pattes, l'élévation était de 49 à 80 m μ F. pour l'extenseur et de 30 à 60 m μ F. pour le fléchisseur.

Un dernier argument en faveur de la nature centrale du phénomène réside dans sa disparition sous l'influence de l'anesthésie :

Chien Triceps (12 juin). — 1 centigramme de morphine par kilogramme 1 h. 30 auparavant ; l'adjonction d'éther pour compléter l'anesthésie au moment des mesures sera presque superflue.

CHIEN TRICEPS (12 JUIN)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur.	13	35	13
Fléchisseur	9	22	9
<i>Pattes antérieures étendues :</i>			
Extenseur.	6	37	6
Fléchisseur	5	17	5
<i>Patte antérieure droite étendue, patte antérieure gauche rame- née en flexion :</i>			
Extenseur.	5	38	5
Fléchisseur	4	27	4
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur.	13	37	13
Fléchisseur	13	25	13

Terminons ce chapitre en reproduisant les conclusions de notre mémoire du *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.* : « L'ensemble des documents concordants qui militent en faveur de l'origine centrale du phénomène apparaît donc maintenant comme assez important.

« En résumé, cette mise en évidence de modifications posturales des chronaxies des muscles antagonistes chez le chien nous paraît comporter d'emblée deux ordres de conséquences :

« *Une conséquence doctrinale* : ce phénomène rentre dans le cadre général de la subordination nerveuse, dont il constitue un remarquable exemple et dont il présente toutes les caractéristiques de variabilité. Il nous semble logique d'entrevoir là, tout au moins en partie, la première expression chronaxique des réflexes proprioceptifs de Sherrington, dont la place deviendrait plus facile à situer dans le cadre général de la subordination nerveuse.

« *Une conséquence pratique* : ce phénomène obligera à définir toujours la posture des segments des membres faisant l'objet de mesu-

res chronaxiques, comme celles des segments des membres symétriques. »

ANNEXE

(DÉTAIL DES AUTRES EXPÉRIENCES DE CETTE CATÉGORIE)

Quelques autres expériences de ce type seront citées plus loin (chapitre V) et nous y renvoyons ; deux concerneront le chien Triceps, une le chien Bob et une la chienne Rippe.

Voici les valeurs trouvées dans les autres :

Chienne Rippe (3 expériences).

DATE	POSITION DE LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	MUSCLE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
22 fév.	Fléchie	Extenseur	21	42	20
		Fléchisseur	32	37	32
	Etendue	Extenseur	28	31	27
		Fléchisseur	29	45	30
22 mars	Etendue	Extenseur	11	40	12
		Fléchisseur	14	42	14,5
	Fléchie	Extenseur	13	29	14
		Fléchisseur	21	30	20
19 avril	Etendue	Extenseur	4,5	19	5
		Fléchisseur	7	38	7
	Fléchie	Extenseur	8	28	8,5
		Fléchisseur	5	18	6

SUBORDINATION ET POSTURE

Chien Bob (7 expériences).

DATE	POSITION DE LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	MUSCLE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
11 janv.	Fléchie	Extenseur	11	42	11,5
		Fléchisseur	19	29	18
	Etendue	Extenseur	13	31	12,5
		Fléchisseur	21	52	21
8 fév.	Fléchie	Extenseur	17	39	17
		Fléchisseur	23	22	22
	Etendue	Extenseur	31	42	32
		Fléchisseur	27	40	27
15 fév.	Fléchie	Extenseur	5	31	5
		Fléchisseur	4,5	29	4,5
	Etendue	Extenseur	7	28	7
		Fléchisseur	6	43	6
21 déc.	Etendue	Extenseur	17	31	18
		Fléchisseur	21	42	21
	Fléchie	Extenseur	23	28	22
		Fléchisseur	19	18	19,5
18 janv.	Etendue	Extenseur	14,5	35	15
		Fléchisseur	26	37	26
	Fléchie	Extenseur	17	39	17
		Fléchisseur	22	22	22
25 janv.	Etendue	Extenseur	13	31	13
		Fléchisseur	19	29	18
	Fléchie	Extenseur	15,5	48	16
		Fléchisseur	17	30	17
8 mars	Etendue	Extenseur	6,5	29	6
		Fléchisseur	7	43	7,5
	Fléchie	Extenseur	4,5	38	5
		Fléchisseur	9	40	9

Chien Triceps (6 expériences).

DATE	POSITION DE LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	MUSCLE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
7 nov.	Fléchie	Extenseur	36	49	35
		Fléchisseur	33	34	33
	Etendue	Extenseur	29	37	29
		Fléchisseur	48	50	49
23 nov.	Fléchie	Extenseur	44,5	38	45
		Fléchisseur	42,5	47	42
	Etendue	Extenseur	34	42	30
		Fléchisseur	22	60	22
30 nov.	Etendue	Extenseur	47	29	47
		Fléchisseur	24	47	24
	Fléchie	Extenseur	25	29	26
		Fléchisseur	22,5	20	22,5
8 fév.	Etendue	Extenseur	43	24	43
		Fléchisseur	49	50	49
	Fléchie	Extenseur	20	48	49
		Fléchisseur	44	30	44,5
45 mars	Etendue	Extenseur	27	33	28
		Fléchisseur	34	34	30
	Fléchie	Extenseur	23	28	23
		Fléchisseur	29	49	29
19 mars	Etendue	Extenseur	34	29	30
		Fléchisseur	28	35	28,5
	Fléchie	Extenseur	24	32	20
		Fléchisseur	49,5	33	48

CHAPITRE IV

DEUXIÈME SÉRIE

DE RECHERCHES PERSONNELLES CHEZ LE CHIEN

VARIATIONS CHRONAXIQUES PAR CHANGEMENT DE POSITION SPATIALE DU CORPS ENTIER

Cette seconde série d'expériences a été exécutée en 1935-1936, en observant toutes les précautions que les recherches précédentes avaient pu suggérer. Parmi ces dernières, certaines dépendent de l'opérateur lui-même et elles sont relativement faciles à observer ; d'autres, au contraire, relèvent de la disposition même des locaux et correspondent à la nécessité de supprimer toutes les sources d'excitations extérieures. C'est dire qu'il nous paraissait désirable d'avoir à notre disposition des chambres d'isolement et de silence, comparables à celles qui permirent à Head d'étudier les sensibilités et à Pawlow les réflexes conditionnés. Ce vœu fut précisément comblé, dans l'intervalle des deux séries d'expériences, par la générosité de la *Rockefeller Foundation*, dont les libéralités ont permis d'aménager sous la Sorbonne, deux pièces de ce genre, entièrement isolées également au point de vue électrique. C'est là que furent effectuées les recherches suivantes.

Le but poursuivi consistait dans la mise en évidence éventuelle de

variations des chronaxies des muscles antagonistes des extrémités, sous l'influence de variations de position de l'animal dans l'espace. Nous employâmes un plateau identique à celui que G. G. J. Rademaker a utilisé dans ses expériences classiques sur les fonctions statiques. Ce plateau, mobile autour d'un axe horizontal, peut être fixé instantanément, à volonté, selon n'importe quel angle ; une aiguille solidaire du plateau indique automatiquement la valeur de cet angle sur un cadran divisé en degrés et solidaire au contraire du bâti. Soulignons que nous ne discuterons pas le rôle respectif des différents facteurs : labyrinthiques, réflexes toniques profonds, etc., qui doivent entrer en jeu ; une telle analyse ne nous apparaît pas encore clairement, loin de là, et de nombreuses expériences seraient encore nécessaires, à ce point de vue.

Nous allons nous contenter de prouver qu'un animal couché en décubitus latéral (soit droit, soit gauche), disposé parallèlement à l'axe de rotation du plateau et aussi proche que possible de cet axe, passant de la position horizontale à une position verticale (l'animal se plaçant alors soit dos en haut et pattes en bas, soit dos en bas et pattes en haut), va présenter une égalisation, et mieux une inversion, des chronaxies des muscles antagonistes des extrémités (extenseur et fléchisseur des doigts). Nous avons préféré ces inclinaisons de 90° à l'étude des positions correspondant aux renversements des actions labyrinthiques définies par G. G. J. Rademaker.

Précisons, au préalable, que l'animal est couché sur un côté, d'une manière aussi confortable que possible ; il est maintenu dans cette position par une série de très larges sangles passant à travers des fentes du plateau et appliquées sur le corps par l'intermédiaire d'épaisses feuilles d'ouate superposées. La position de la tête est maintenue fixe, dans l'espace et par rapport au tronc, par l'intermédiaire d'une muselière engainant totalement mais confortablement la tête et le cou ; aucun lien ne prend point d'appui direct sur ces parties de l'animal ; seule la muselière est fixée à différents niveaux. Nous n'avons d'ailleurs jamais tenu compte, pour chaque animal, des mesures prises dans les premières séances ; celles-ci n'ont constitué en quelque sorte que des séances d'éducation, jusqu'à ce que l'animal devienne parfaitement habitué à demeurer tranquille, soit en décubitus latéral, soit dans les deux positions décrites de suspension verticale. D'ailleurs, nous avons tenu à ce que ces séances d'expériences constituent pour l'animal de véritables séances de jeu,

complétées par des caresses et des distributions de friandises. Nous allions chercher personnellement le chien à son chenil, sans nous servir d'une laisse et le laissions aller sous la Sorbonne, gambadant librement devant nous. Peu à peu l'animal enfilait joyeusement corridors et escaliers et bondissait, souvent avec quelque impatience, sur le plateau.

Par ailleurs, chaque inclinaison du plateau était effectuée franchement, mais en évitant soigneusement toute secousse brutale; nous attendions un instant que l'animal se soit adapté à sa nouvelle position, de manière à utiliser la répartition correspondante du tonus, sans que celui-ci soit modifié par des efforts quelconques de résistance. Nous effectuions alors nos deux mesures en quelques minutes, avant qu'une fatigue réelle n'ait eu le temps d'apparaître. Si, d'aventure, celle-ci semblait commencer, ou si l'animal avait tendance à lutter, nous revenions à la position couchée et, au besoin, suspendions la séance temporairement ou définitivement.

Au total, il y a peut-être quelque ridicule dans l'énumération de toutes ces précautions, mais celles-ci lèveront quelques objections logiques.

Nos mesures ont porté sur trois chiens, dont l'un (Chien I) servait exclusivement à ces expériences et sera pris comme type, et dont les deux autres (Chienne Cora et Chien Pios) étaient utilisés dans d'autres séances à d'autres fins (réflexes conditionnés, etc.); ils seront cités accessoirement comme témoins. Chaque mesure de chronaxie, encadrée par deux mesures de la rhéobase, sera exprimée en capacité chronaxique (en $m\mu F.$).

Nous allons classer nos expériences, selon différentes combinaisons de déplacements successifs et en considérant tantôt un membre antérieur, tantôt un membre postérieur, le membre pouvant même être distingué selon qu'il correspond ou non au côté par lequel l'animal est en contact avec le plateau.

I. — MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR

AU CONTACT DU PLATEAU

Voici tout d'abord deux expériences, où fut étudiée l'influence d'une seule inclinaison verticale.

22 OCTOBRE 1935. — Chien n° 1 (couché sur le côté droit).

MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR DROIT	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1° Plateau horizontal :			
Extenseur.	19	35	19
Fléchisseur	27	25	24
2° Plateau vertical (dos en bas) :			
Extenseur.	17	22	18
Fléchisseur	19	42	21
3° Plateau horizontal :			
Extenseur.	15	39	15
Fléchisseur	17	28	17

29 OCTOBRE 1935. — Chien n° 1 (couché sur le côté droit).

MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR DROIT	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1° Plateau horizontal :			
Extenseur.	21	37	22
Fléchisseur	33	14	31
2° Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur.	19	12	20
Fléchisseur	33	35	33
3° Plateau horizontal :			
Extenseur.	15	29	17
Fléchisseur	22	17	20

Dans les deux cas, on observe, avec la plus grande netteté, une inversion du rapport des chronaxies des deux muscles antagonistes, avec retour à la valeur initiale quand l'animal a repris sa position initiale en décubitus latéral.

II. — MÊME EXPÉRIENCE, MAIS CONCERNANT
LE MEMBRE ANTÉRIEUR NON AU CONTACT DU PLATEAU

25 JANVIER 1936. — Chien n° 1 (couché sur le côté gauche).

MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR DROIT	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1° Plateau horizontal :			
Extenseur.	18	40	19
Fléchisseur	14	26	14
2° Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur.	17	24	18
Fléchisseur	20	38	19
3° Plateau horizontal :			
Extenseur.	20	36	22
Fléchisseur		non mesuré	

Le résultat est exactement comparable.

III. — MESURES SUR UN MEMBRE ANTÉRIEUR
MAIS DANS LES DEUX POSITIONS VERTICALES

Voici quatre expériences où furent étudiées, dans la même séance, les deux inclinaisons verticales et sur l'un ou l'autre des membres antérieurs.

15 FÉVRIER 1936. — Chien n° 1 (couché sur le côté droit).

MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR DROIT	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1° Plateau horizontal :			
Extenseur.	11	23	13
Fléchisseur	20	19	20
2° Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur.	18	17	19
Fléchisseur	22	36	21
3° Plateau horizontal :			
Extenseur.	14	19	15
Fléchisseur	23	21	21
4° Plateau vertical (dos en bas) :			
Extenseur.	17	24	16,5
Fléchisseur	18	17	19

6 DÉCEMBRE 1935. — Chien n° 1 (couché sur le côté gauche).

MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR GAUCHE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	25	42	24
Fléchisseur	22	19	22
2 ^o Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur.	19	30	20
Fléchisseur	17	27	16
3 ^o Plateau vertical (dos en bas) :			
Extenseur.	23	23	22
Fléchisseur	20	31	20
4 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	25	39	25
Fléchisseur	21	22	20

1^{er} AVRIL 1936. — Chienne Cora (couchée sur le côté gauche).

MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR DROIT (1)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	13	50	13
Fléchisseur	24	45	25
2 ^o Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur.	11	100	11
Fléchisseur	20	29	22
3 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	25	50	25
Fléchisseur	16	85	16
4 ^o Plateau vertical (dos en bas) :			
Extenseur.	15	100	15
Fléchisseur	28	50	28
5 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	9	55	10
Fléchisseur	15	39	15
(1) Animal à comportement toujours extrêmement vif.			

3 AVRIL 1936. — *Chien Pios (couché sur le côté droit).*

MESURES SUR LA PATTE ANTÉRIEURE GAUCHE (1)	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1 ^o <i>Plateau horizontal :</i>			
Extenseur.	21	30	21
Fléchisseur	16,5	30	16,5
2 ^o <i>Plateau vertical (dos en bas) :</i>			
Extenseur.	12	35	12
Fléchisseur	9	52	10
3 ^o <i>Plateau horizontal :</i>			
Extenseur.	6	50	6
Fléchisseur	14	40	13
4 ^o <i>Plateau vertical (dos en haut) :</i>			
Extenseur.	12	20	12
Fléchisseur	20	70	20
5 ^o <i>Plateau horizontal :</i>			
Extenseur.	13	65	14
Fléchisseur	13	40	13

(1) Animal remarquablement placide : les chiffres semblent indiquer une absence de subordination au départ, alors que celle-ci s'affirme hautement par la suite, spécialement en fin d'expérience.

Là encore, l'ensemble des résultats est extrêmement démonstratif.

IV. — MESURES SUR LE MEMBRE POSTÉRIEUR

AU CONTACT DU PLATEAU

18 FÉVRIER 1936. — *Chien n° 1 (couché sur le côté droit).*

MESURES SUR LA PATTE POSTÉRIEURE DROITE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1 ^o <i>Plateau horizontal :</i>			
Extenseur.	12	19	13
Fléchisseur	11	40	11
2 ^o <i>Plateau vertical (dos en haut) :</i>			
Extenseur.	18	40	18
Fléchisseur	23	40	22
3 ^o <i>Plateau vertical (dos en bas) :</i>			
Extenseur.	17	47	18
Fléchisseur	15	30	15

29 MARS 1936. — Chienne Cora (couchée sur le côté droit).

MESURES SUR LE MEMBRE POSTÉRIEUR DROIT	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	9	32	9
Fléchisseur	16	49	17
2 ^o Plateau vertical (dos en bas) :			
Extenseur.	12	80	11
Fléchisseur	14	34	14
3 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	20	26	10
Fléchisseur	17	52	17
4 ^o Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur.	13,5	87	13
Fléchisseur	12	31	12
5 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.		Pas de mesure	
Fléchisseur	15	60	15

L'inversion du rapport apparaît de la même façon.

V. — MESURES SUR LE MEMBRE POSTÉRIEUR
OPPOSÉ AU PLATEAU

31 MARS 1936. — Chien n° 1 (couché sur le côté gauche).

MESURES SUR LE MEMBRE POSTÉRIEUR DROIT	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	16	30	16
Fléchisseur	16	55	16
2 ^o Plateau vertical (dos en bas) :			
Extenseur.	12	65	13
Fléchisseur	17,5	80	18
3 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	14	40	15
Fléchisseur	20	75	20
4 ^o Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur.	15	57	15
Fléchisseur	22	39	22
5 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur.	20	32	21
Fléchisseur	22	62	22

Le phénomène reste donc aussi net, quel que soit le membre observé et l'ordre de succession des déplacements :

Le passage du décubitus latéral à la suspension verticale entraîne habituellement une inversion du rapport des chronaxies des muscles antagonistes des extrémités.

A toutes les expériences positives précédentes nous devons ajouter la mention de sept expériences plutôt négatives, mais nous ne donnerons les chiffres que de la seule qui fut totalement négative ; elle est intéressante, peut-être, à un certain point de vue.

22 FÉVRIER 1936. — Chien n° 1 (couché sur le côté gauche).

MESURES SUR LE MEMBRE ANTÉRIEUR DROIT	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
1 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur	15	45	15
Fléchisseur	20	29	20
2 ^o Plateau vertical (dos en haut) :			
Extenseur	11	35	11
Fléchisseur	25	17	25
3 ^o Plateau horizontal :			
Extenseur	16	50	17
Fléchisseur	21	25	21
4 ^o Plateau vertical (dos en bas) :			
Extenseur	14	25	14
Fléchisseur	16	22	16

Dans cette expérience, le phénomène habituel a vraiment fait défaut. Les valeurs des chronaxies antagonistes ont seulement baissé légèrement et presque parallèlement, dans les positions verticales, et le rapport est resté presque immuable. Or, le début même de l'expérience avait été marqué par l'incident suivant. L'animal s'était précipité dans la pièce et avait bondi sur une extrémité du plateau, mais celui-ci n'avait pas été préalablement bloqué et a basculé aussitôt, précipitant à terre le chien manifestement très effrayé. Nous eûmes quelque peine à le décider à reprendre sa place habituelle, et son effroi a nettement persisté pendant toute la série des mesures ; dès que libéré, il tournait autour de l'appareil en grognant et, lors de la séance suivante, il marqua encore une certaine répugnance. Nous ne croyons pas trop prêter au sourire en accordant à cette émotion une influence nettement inhibitrice.

CHAPITRE V

DERNIÈRES OBJECTIONS ET EXPÉRIENCE CRUCIALE

PREMIÈRES CONFIRMATIONS

Les résultats des deux séries de mesures précédentes sont-ils entièrement légitimes ? Ce point exige que nous nous y arrêtions un moment, d'autant qu'après notre première note à l'*Académie des Sciences* (2 juillet 1934), certaines objections concernant ce genre de recherches, ont été renouvelées, en particulier dans une note de G. Bourguignon présentée à la même tribune, trois semaines après la nôtre.

Rappelons, sans y revenir, une première série de critiques que l'on pourrait soulever contre les recherches antérieures, mais auxquelles nous avons pu échapper. Il en est ainsi de l'action des anesthésiques, ou de l'action de sections nerveuses quelconques (décor-tication, décérébration, section de nerf périphérique, etc...); nos animaux ne furent jamais soumis à la moindre intervention, ni à la moindre anesthésie ; ils ne reçurent même pas, dans les jours précédents, des sédatifs nerveux (morphine, gardénal par exemple), comme font certains expérimentateurs qui affirment que pareille pratique est innocente.

Il en est de même de la contention ; celle-ci a bien existé lors de nos expériences avec le plateau basculant, mais elle fut entourée de précautions extrêmes et, en tous cas, elle fit absolument défaut pour la première série de nos recherches.

Il en est de même, enfin, pour toutes les causes extérieures susceptibles de modifier l'activité cérébrale ; nous avons souligné nous-

mêmes les causes d'erreurs qu'elles peuvent introduire, ainsi que l'intérêt de disposer à ce point de vue de chambres d'isolement comme celles de la Sorbonne.

Finalement, il ne reste à discuter, croyons-nous, que trois ordres de réserves éventuelles : rôle d'une fatigue, rôle d'une douleur, et surtout rôle du déplacement des électrodes, par suite du changement de la posture locale ou générale.

Discutons rapidement les deux premières et réservons, pour la troisième, une dernière série de recherches, à laquelle nous pensons pouvoir réserver l'épithète d'expérience cruciale.

RÔLE DE LA FATIGUE. — La fatigue serait, en effet, susceptible de fausser certaines recherches, si l'on méconnaissait son rôle.

Dès 1919, L. et M. Lapicque ont montré que le gastrocnémien de crapaud, chargé d'un poids de 20 à 25 g. et attelé à un myographe de Marey, voit, après deux cents secousses juste maximales (à raison de deux par seconde), sa chronaxie passer de 1 τ à 3 τ 5, puis revenir peu à peu, par le repos, à sa valeur initiale ; l'étude parallèle de l'excitabilité du nerf leur a prouvé que le phénomène a la signification d'une curarisation vraie, type curare (Waller et Abelous avaient déjà prononcé le mot de curarisation dans la fatigue).

En 1928, G. Bourguignon et H. Laugier ont étudié, fait plus proche de notre point de vue, la fatigue lors de la contraction volontaire soutenue chez l'homme. Ils ont constaté que la chronaxie de l'extenseur des doigts, soutenant à une hauteur fixe un poids de 50 à 200 g., l'avant-bras reposant en pronation sur un coussin, voit, mais à partir d'un certain moment seulement, sa chronaxie doubler puis tripler ; l'excitation du nerf radial leur a permis de confirmer la découverte précédente de L. et M. Lapicque, que la fatigue musculaire agissait bien comme une curarisation vraie, mais, notion capitale au point de vue de la pratique, la variation de chronaxie ne débute que tardivement, jamais avant la septième minute, ou même après la treizième minute seulement ; la marge de sécurité est donc appréciable.

A la même époque, H. Altenburger et L. Guttmann, ayant fait des expériences comparables sur de nombreux muscles (deltoïde, biceps, premier radial, quadriceps, biceps crural, jambier antérieur) trouvèrent, au contraire, une augmentation, assez durable d'ailleurs, de la rhéobase, sans changement de la chronaxie. Devant la contra-

diction entre ses expériences et les expériences antérieures, H. Altenburger reprit le problème avec F. W. Kroll, en 1931. Il conclut alors que le résultat était variable, l'augmentation de la chronaxie est fréquente mais inconstante et la douleur joue peut-être un rôle. Il ajouta quelques précisions complémentaires : le muscle symétrique peut présenter une baisse légère de la chronaxie (jamais une augmentation) ; il ne s'agit pas d'une action humorale, mais d'une « répercussion réflexe » ; d'ailleurs, toute variation contralatérale fit défaut chez un tabétique aréflexique (aréflexie vérifiée par l'enregistrement des courants d'action). Des constatations analogues furent faites, à peu près à la même époque, par J. Ufland et L. W. Latmanisowa, et par H. Landecker ; ce dernier auteur admet que l'inconstance des variations, comme l'inconstance même du sens de celles-ci, est liée à la prédominance ou non de la décomposition du phosphagène sur la production d'acide lactique (D. Nachmansohn, 1929). H. Landecker a montré, de plus, l'action correctrice, au point de vue chronaxique, sur la fatigue musculaire, du massage d'une part, et de la chaleur d'autre part.

Ajoutons, encore, que H. Laugier et W. Liberson ont recherché plus spécialement une variation de la chronaxie des muscles antagonistes au cours de la fatigue par mouvement volontaire. En cas d'épuisement rapide, la chronaxie de l'antagoniste baisse de 75 0/0 après la troisième minute succédant à l'épuisement, puis se relève au point d'atteindre une augmentation de 42 0/0 vers la quinzième minute ; le retour à la normale s'effectue vers la vingt-quatrième minute. En cas d'épuisement lent, on observe seulement une phase d'augmentation atteignant 58 0/0 vers la quinzième minute. Les auteurs ajoutent les réflexions suivantes : « Il est possible et vraisemblable que les variations de chronaxie des antagonistes jouent un rôle dans l'ensemble des facteurs qui régissent le travail d'un agoniste au cours d'une fatigue progressive ; et ainsi, les variations contemporaines de la chronaxie sur les agonistes et les antagonistes doivent intervenir comme élément d'explication dans les modifications de la forme de la coordination des mouvements au cours de la fatigue. »

Ajoutons, enfin, que Covaciu-Ulméanu (1936), ayant étudié les modifications des chronaxies périphériques au cours de la préparation et pendant l'exécution du mouvement volontaire, a constaté après fatigue (effort volontaire soutenu) que la chronaxie était

d'abord abaissée, puis augmentait vers la septième minute, passait par un maximum vers la quinzième minute et, enfin, redevenait normale vers la trentième minute ; la rhéobase, d'abord augmentée, baisse ensuite régulièrement. Après entraînement, l'amplitude et la durée des variations chronaxiques diminuent progressivement. Signalons incidemment que cet auteur a montré de plus que, pendant la phase prémotrice du mouvement volontaire, la chronaxie du muscle agoniste présentait une diminution légère mais symétrique (13 0/0 pour l'extenseur, 16 0/0 pour le fléchisseur) ; au contraire, on n'observe pas de variation systématique au niveau du muscle antagoniste.

Nous avons tenu à donner cette très courte analyse des variations chronaxiques au cours de la fatigue, d'autant que cette notion est intéressante au point de vue général et qu'elle doit, en effet, être toujours présente à l'esprit des chercheurs.

Mais il en ressort à l'évidence, pour la critique de nos expériences, que ces variations, peut-être non régulièrement constantes et en tous cas nettement tardives, ne peuvent servir d'explication pour les modifications mises en évidence dans nos propres recherches ; nos mesures étaient trop brèves, et d'ailleurs — spécialement dans la première série — il n'existait aucune source de fatigue réelle pour l'animal.

RÔLE DE LA DOULEUR. — Le rôle éventuel d'un facteur douloureux, par exemple d'une attitude inconfortable devenant à la longue douloureuse, méritait d'être envisagé. Nous avons vu que H. Altenburger et F. W. Kroll avaient déjà réservé une influence de la douleur. Nous-mêmes avons fait une pareille réserve pour les expériences de compression d'un membre de G. Bourguignon et H. Laugier. Ce dernier auteur a cité également le rôle perturbateur du facteur douleur, à propos de ses recherches avec B. Néoussikine (1933), concernant l'influence de la circulation sur les modifications tardives de la chronaxie après un travail électriquement provoqué (1).

(1) Il peut être intéressant de citer les conclusions de H. Laugier et B. Néoussikine sur ce rôle de la circulation ; « l'augmentation tardive de la chronaxie à la suite du travail électriquement provoqué, est étroitement liée à l'état de vascularisation du muscle et aux processus chimiques qui évoluent dans le muscle pendant les périodes d'activité et de restauration ».

Mais c'est surtout G. Bourguignon qui a insisté, dans sa note du 20 juillet 1934 à l'*Académie des Sciences*, sur l'influence de la douleur sur la chronaxie, au cours de positions forcées. A la vérité, c'est à propos de rhumatisants chroniques que cet auteur avait constaté que la chronaxie pouvait doubler dans une position forcée douloureuse, mais il généralise incidemment, dans sa note, à l'homme normal (1).

Ajoutons que G. Bourguignon devait revenir sur ce sujet, un an plus tard (note du 26 août 1935), à propos de son essai de distinction entre une chronaxie statique et une chronaxie dynamique, distinction qu'il convient d'abandonner comme L. Lapique allait immédiatement le démontrer.

Quoi qu'il en soit, l'objection tirée de modifications chronaxiques dues à une position inconfortable et devenant douloureuse par sa prolongation, ne nous paraît pas pouvoir être retenue dans nos expériences, spécialement pour celles faites sur le chien normalement allongé en position ventrale, et dont un seul segment de membre passe, pour un court moment, d'une position d'extension à une position de flexion ou inversement; une seule main de l'opérateur assure le contrôle de cette position, et ce, par un contact presque dépourvu de pression.

(1) Voici la citation complète :

« Plus tard, en examinant, en mars 1933, une malade chez qui la chronaxie du biceps droit variait d'un jour à l'autre, je constatai que les jours où la chronaxie était le plus augmentée, la malade souffrait beaucoup, tandis qu'elle souffrait beaucoup moins les jours où la chronaxie était plus voisine de la normale. Il semblait donc que les variations de la chronaxie étaient en rapport avec les variations d'intensité de la douleur. Aussi, le 6 mai 1933, je fis l'expérience suivante : ce jour, où la malade souffrait peu, le fléchisseur superficiel du troisième doigt droit avait une chronaxie normale (0⁷²²). L'avant-bras fut alors placé dans une position douloureuse (pronation forcée) : immédiatement la chronaxie doubla de valeur (0⁷⁴⁴). En remettant ensuite l'avant-bras dans une position non douloureuse, la chronaxie reprit sa valeur normale.

« Cette expérience fut répétée ensuite chez trois autres malades : elle donna les mêmes résultats.

« Je me suis assuré que la position elle-même n'était pour rien dans les variations, car la chronaxie était la même dans toutes les positions, pourvu qu'il n'y eût pas de douleur. J'ai d'ailleurs constaté le même fait chez l'homme normal, lorsque, dans le changement de position, on évite d'étirer les muscles...

« Toute position douloureuse fait augmenter ou diminuer instantanément la chronaxie des muscles du segment maintenu en position douloureuse : *C'est un exemple de plus de l'action des centres sur la chronaxie que j'ai démontré pour la première fois en 1921* ».

D'ailleurs, le rôle de la douleur, comme celui de la fatigue, va être définitivement éliminé par la série de mesures destinée à lever la dernière objection suivante.

RÔLE DU CHANGEMENT D'APPLICATION DE L'ÉLECTRODE. — Il est évident que toutes les mesures des séries précédentes de recherches correspondaient à de multiples mises en place de l'électrode active, que le déplacement fut limité au segment de membre objet des mesures, ou étendu au corps tout entier. Théoriquement, on peut toujours craindre que l'une des deux mesures, pour le même muscle, ne corresponde pas exactement au point moteur. Cependant, remarquons tout d'abord qu'il serait difficile d'admettre une telle erreur, pour expliquer des variations relativement aussi régulières que celles mises en évidence. D'autre part, la vérification du point moteur, pour un observateur entraîné, est relativement facile, d'autant qu'elle se renforce d'un double contrôle, celui de la morphologie de la secousse et celui de l'absence de variation marquée de la rhéobase. Mais, en pratique, la discussion nous paraît inutile à poursuivre à ce point de vue, comme au point de vue de toutes les objections précédentes, grâce à la série de mesures suivantes, que nous estimons nécessaire de donner en conclusion.

EXPÉRIENCE CRUCIALE. INVERSION CHRONAXIQUE PAR MODIFICATION POSTURALE CONTRALATÉRALE

Un dernier argument réside dans une constatation, qui constitue, croyons-nous, un fait nouveau en même temps qu'une véritable expérience cruciale : celui du rôle de la posture des autres membres et, en particulier, de la posture du membre symétrique, que nous étudierons seule ici.

Nos expériences de la première série avaient été faites en donnant aux pattes antérieures une position toujours symétrique (flexion bilatérale, puis extension bilatérale ou inversement). Ultérieurement, nous avons ajouté une position asymétrique des pattes antérieures, *la patte symétrique de la patte étudiée étant ramenée, par exemple, de l'extension à la flexion*. Une telle modification de la seule posture

contralatérale entraîne des modifications chronaxiques comparables, comme en témoignent les chiffres suivants :

25 MAI. — *Chien Triceps.*

MESURES SUR LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur.	34,5	40	34,5
Fléchisseur	42,5	28	42,5
<i>Pattes antérieures étendues :</i>			
Extenseur.	32	37	32
Fléchisseur	27	47	27
<i>Patte antérieure droite restée en extension, tandis que la patte antérieure gauche a été ramenée en flexion :</i>			
Extenseur.	28	49	28
Fléchisseur	35	30	35

Voici deux autres expériences concordantes quoique la première ne comporte, comme variation, qu'une égalisation :

9 MARS. — *Chienne Rippe.*

MESURES SUR LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur.	23	27	24
Fléchisseur	30,5	19	32
<i>Patte antérieure droite restée en flexion, tandis que la patte antérieure gauche a été ramenée en extension :</i>			
Extenseur.	27	30	27
Fléchisseur	35	29	34

31 MAI. — Chien Triceps.

MESURES SUR LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures étendues :</i>			
Extenseur.	49	21	20
Fléchisseur	31	37	31
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur.	22	42	21
Fléchisseur	29	20	29,5
<i>Patte antérieure droite restée en flexion, tandis que la patte antérieure gauche est ramenée en extension :</i>			
Extenseur.	20	23	20
Fléchisseur	30	36	28

Dans deux expériences, il nous a même été donné d'observer que la seule modification de la posture contralatérale faisait apparaître le phénomène, alors que la modification de la posture locale avait été presque inopérante.

7 MARS. — Chienne Rippe.

MESURES SUR LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur.	6	27	6
Fléchisseur	6,5	15	6,5
<i>Pattes antérieures étendues :</i>			
Extenseur.	6	22	6
Fléchisseur	4	16	4
<i>Patte antérieure droite inchangée, patte antérieure gauche ramenée en flexion :</i>			
Extenseur.	4,5	19	4,5
Fléchisseur	10	26	10

26 JANVIER. — *Chien Bob.*

MESURES SUR LA PATTE ANTÉRIEURE DROITE	RHÉOBASE	CAPACITÉ CHRONAXIQUE	RHÉOBASE
<i>Pattes antérieures étendues :</i>			
Extenseur.	17	19	17
Fléchisseur	21	33	20
<i>Pattes antérieures fléchies :</i>			
Extenseur.	14	21	13,5
Fléchisseur	19	31	19
<i>Patte antérieure droite inchan- gée, patte antérieure gauche ramenée en extension :</i>			
Extenseur.	18	36	17
Fléchisseur	19	20	19,5

Dans toutes ces expériences, par conséquent, une telle modification des chronaxies des muscles agonistes et antagonistes, alors que rien n'a été changé dans le circuit utilisé ni dans la patte faisant l'objet des mesures, ne peut être mise en doute, et ne peut se concevoir que par une action nerveuse centrale.

Il nous paraît inutile de nous appesantir plus longtemps sur la rigueur de la démonstration, ni sur la nécessité de faire rentrer un tel phénomène dans un mécanisme de subordination nerveuse.

PREMIÈRES CONFIRMATIONS

L'ensemble de nos constatations précédentes a trouvé déjà un double écho, que nous pensons intéressant de faire figurer à la fin de ce chapitre.

CONFIRMATION DE A. ET B. CHAUCHARD
ET W. DRABOVITCH (1935)

Au cours de leurs recherches sur les réflexes conditionnés chez le chien (exposées dans la III^e partie, Chapitre premier), les auteurs précédents ont rencontré une confirmation nette de notre travail.

Dans leur note du 4 mai 1935, à la *Société de Biologie*, ils avaient posé la question de savoir si les variations, enregistrées au cours du réflexe conditionné sur la patte qui réagit, s'étendent aux autres membres. Ils ont étudié, d'abord, ce qui se passe au niveau de la patte symétrique et y ont observé les mêmes variations que celles enregistrées sur la patte qui travaille. Ils ajoutent alors :

« Dans les membres antérieurs, il se passe un tout autre phénomène. Le rapport de leurs antagonistes est normalement inverse de celui des membres postérieurs. Au cours du réflexe à ses différents temps : préparation, exécution, achèvement, on voit dans le groupe des fléchisseurs leur petite chronaxie s'élever, tandis que celle des extenseurs, au contraire, s'abaisse. La mesure peut saisir le moment de l'égalisation, le plus souvent on constate l'inversion du rapport, ce qui le rend identique à celui des membres postérieurs normaux. Ces perturbations, on le voit, sont d'un autre ordre, elles peuvent s'expliquer par le fait que l'animal se prépare à prendre et prend point d'appui sur la partie antérieure de son corps pour libérer la patte postérieure qu'il doit soulever. Nous retrouvons ces croisements des chronaxies antagonistes qui ont été signalés dans les cas où on impose une attitude inverse à deux membres symétriques » (1).

CONSTATATION NOUVELLE DE G. BOURGUIGNON

Le second écho de notre travail est représenté par une note de G. Bourguignon, à l'*Académie des Sciences*, en date du 20 août 1934. Elle apporte le contraire d'une confirmation chez l'homme, mais la mise en évidence, chez ce dernier, d'un phénomène que G. Bourguignon considère lui-même comme très intéressant à rapprocher de nos constatations chez le chien. Nous tenons à en donner le texte intégral.

« A la suite des différentes publications sur l'influence de la posture sur la chronaxie, par L. et M. Lapicque chez la grenouille et par H. Laugier, W. Liberson et B. Néoussikine chez l'homme, j'avais cherché à vérifier le fait. Ni chez l'homme normal, ni dans

(1) Suit la référence de notre note du 2 juillet 1934 à l'*Académie des Sciences*.

l'hémiplégie, je ne suis jamais arrivé à trouver la moindre variation de la chronaxie d'un muscle sous l'influence de la position du membre ou du segment de membre, à condition de n'opérer que chez un sujet bien relâché, se laissant mettre passivement dans la position de flexion ou d'extension qu'on veut lui donner.

« En raison des résultats négatifs que j'avais obtenus, nous avons fait en commun, le 27 janvier 1931, W. Liberson, B. Néoussikine et moi des expériences de vérification, restées inédites. Sur un extenseur commun normal les résultats furent encore négatifs. Ces auteurs m'ont alors demandé de rechercher de nouveau la chronaxie de l'extenseur des doigts en forçant davantage la flexion du poignet et, pour obtenir ce résultat, ils maintinrent la flexion forcée au moyen d'un poids de deux kilogrammes attaché à la main : dans ces conditions, la chronaxie de l'extenseur augmenta et doubla environ de valeur.

« J'attribuai alors les variations observées, non à la posture, mais soit à l'étirement du muscle examiné, soit à la douleur que cette flexion forcée déterminait. Dans une Note récente j'ai mis en évidence le rôle de la douleur dans les variations de la chronaxie chez les rhumatisants chroniques.

« Antérieurement, dans mon Ouvrage de 1923, j'avais montré que la contraction volontaire d'un muscle ne modifie pas sa chronaxie, mais qu'on ne trouve plus la chronaxie normale si les antagonistes ne sont pas relâchés ; j'indiquais même que, chez les sujets se relâchant mal, il faut leur demander de contracter légèrement le muscle examiné pour faire relâcher les antagonistes et trouver la chronaxie normale. J'avais constaté le fait, mais je l'avais mal interprété à l'époque, ne voyant dans l'action de la contraction de l'antagoniste qu'un effet mécanique.

« En 1932, je repris la question et je me proposais de faire encore diverses expériences ; mais les Communications récentes de Drabovitch et A. et B. Chauchard et de P. Mollaret m'incitent à publier dès maintenant mes principaux résultats : je me bornerai dans cette Note à l'étude du biceps.

« J'ai donc de nouveau recherché l'influence de la posture chez l'homme normal sur la chronaxie du point moteur du biceps.

« J'ai d'abord constaté de nouveau que la chronaxie de ce muscle est la même dans le relâchement complet et pendant sa contraction volontaire. Puis j'ai placé l'avant-bras tantôt en flexion, tantôt en

extension passives, le sujet se relâchant complètement : *il n'y a encore eu aucune variation de la chronaxie du biceps.*

« J'ai alors demandé au sujet, dont l'avant-bras était placé en extension passive, de contracter volontairement son triceps brachial : *aussitôt la chronaxie du biceps a doublé.* Elle est revenue à la normale aussitôt que le sujet, à ma demande, s'est relâché.

« J'ai alors recherché à savoir s'il s'agissait d'une *répercussion* de la contraction du triceps sur le biceps par voie réflexe, ou d'une action cérébrale. J'ai donc, le sujet étant bien relâché, excité le triceps avec un courant faradique tétanisant au moyen de la technique bipolaire : *Pendant la contraction électrique, sans intervention de la volonté, du triceps, la chronaxie du biceps n'a subi aucun changement.*

« Ces expériences ont été répétées avec le même résultat chez deux autres sujets.

« Voici un exemple de ces expériences :

M. Tr..., 27 ans, sujet normal ; expérience du 3 février 1932 ; rhéobase en mA. et chronaxie en τ du biceps droit au point moteur.

	Rhéobase	Chronaxie
Relâchement complet : Flexion	0 mA. 3	0 ⁰ 052
» Extension	0 mA. 5	0 ⁰ 052
Contraction volontaire du biceps.	0 mA. 3	0 ⁰ 052
» du triceps.	0 mA. 5	0 ⁰ 11
Relâchement, avant-bras en extension passive.	0 mA. 5	0 ⁰ 052
Contraction électrique du triceps par courant tétanisant	0 mA. 5	0 ⁰ 052

« Ces expériences démontrent que la variation de la chronaxie du biceps est bien due à une action cérébrale au moment de la contraction volontaire de son antagoniste. *Il y a peut-être quelque chose de semblable dans les expériences de P. Mollaret sur le chien.*

« *Conclusions.* — On peut résumer ces faits dans quelques conclusions suivantes :

« 1° Il ne paraît pas y avoir d'influence de la posture sur la chronaxie chez l'homme, si le sujet est complètement passif, condition difficile à réaliser chez les animaux :

« 2° La contraction volontaire d'un muscle ne modifie pas sa chronaxie, mais la contraction volontaire de ses antagonistes la modifie. Cette action est d'origine cérébrale et non réflexe :

« 3° Cette action démontre une fois de plus l'action des centres

sur la chronaxie, que mes publications sur les *répercussions* d'origine réflexe et d'origine centrale ont révélée pour la première fois dès 1921 ;

« 4° De nouvelles expériences sont nécessaires pour généraliser le sens de la variation de la chronaxie pour tous les groupes musculaires fonctionnels. »

Nous ne discuterons pas longuement le rapprochement proposé par G. Bourguignon. Remarquons, d'une part, que le phénomène constaté par lui n'est pas aussi général que le nôtre, puisque nous avons mis en évidence des variations réciproques intéressant à la fois les agonistes et les antagonistes : soulignons encore une fois, d'autre part, que G. Bourguignon étudie plutôt l'influence de la contraction volitionnelle de l'antagoniste qu'un changement passif de posture ; enfin, il envisage exclusivement l'homme chez lequel, topographiquement, les phénomènes de subordination peuvent différer de ceux constatés chez tel ou tel animal.

Ceci ne diminue d'ailleurs nullement l'intérêt du phénomène mis ici en évidence par G. Bourguignon. Cet auteur est revenu à son sujet, dans une communication à la *Société d'Electrothérapie et de Radiologie* (octobre 1934), et a ajouté les remarques complémentaires suivantes :

« Devant ces résultats, je me suis aussitôt demandé si l'augmentation de la chronaxie du biceps pendant la contraction volontaire du triceps était une *répercussion réflexe*, d'origine médullaire, ou le résultat de l'acte volontaire lui-même, c'est-à-dire d'origine cérébrale. J'ai fait alors l'expérience suivante : le sujet étant placé en position d'extension passive de l'avant-bras, j'ai mis son triceps en contraction soutenue par excitation électrique au moyen d'un courant faradique tétanisant, *sans intervention de la volonté du sujet*. La contraction électrique du triceps n'a eu aucune action sur la chronaxie du biceps qui était encore 0.052.

« Ces expériences démontrent donc que la variation de la chronaxie du biceps pendant la contraction volontaire de son antagoniste est d'origine cérébrale.

« Elles démontrent une fois de plus l'action des centres sur la chronaxie que mes travaux ont révélée pour la première fois en 1921 et 1922.

« Récemment, des expériences de Drabovitch et A. et B. Chauchard

et de P. Mollaret sur les variations de la chronaxie dans les réflexes conditionnés chez le chien en donnent encore une démonstration et P. Mollaret tire de ses expériences la conclusion que la variation de la chronaxie dans ces réflexes est d'origine cérébrale.

« Mes expériences vont plus loin et permettent d'entrevoir le mécanisme de l'acte volontaire : c'est grâce à l'augmentation passagère de la chronaxie du biceps que son tonus diminue par rapport à celui du triceps et que la prédominance du tonus du biceps sur celui du triceps, qui existe au repos grâce à la différence des chronaxies, disparaît et n'apporte plus d'obstacle mécanique à la contraction de l'antagoniste. Dans la contraction volontaire du biceps au contraire sa chronaxie ne change pas, puisque le biceps prédomine préalablement sur le triceps qui, par suite, ne s'oppose pas à la contraction du biceps.

« Pour compléter l'étude du mouvement volontaire, il est évident qu'il faut étudier inversement la chronaxie du triceps pendant la contraction volontaire du biceps, et, pour généraliser, étendre cette étude à d'autres groupes musculaires : c'est là l'objet des recherches que je poursuis actuellement sur ce sujet. »

Terminons-en à ce sujet, en disant que G. Bourguignon a utilisé également ce phénomène, dans sa note à l'*Académie des Sciences* (1934), déjà citée, où il proposait de distinguer une chronaxie dynamique et une chronaxie statique. Or, L. Lapicque, dans sa réponse, a parfaitement défini comment on pouvait, et devait intégrer, cette variation chronaxique du muscle antagoniste dans la théorie de la subordination :

« Les faits envisagés par M. Bourguignon s'accordent parfaitement avec cette conception. Ainsi, au bras, le fléchisseur (biceps) présente normalement une chronaxie deux fois plus petite que l'extenseur (triceps), donc, pour nous, à l'état de repos, cette chronaxie est diminuée par subordination. Or, M. Bourguignon a constaté, dans une expérience d'ailleurs importante et dont j'ai explicitement signalé l'intérêt, que la contraction volontaire du triceps fait doubler cette chronaxie. Je traduis : supprime la subordination. Mais M. Bourguignon constate d'autre part que la contraction volontaire du biceps ne change rien à la chronaxie du triceps ; il cherche à expliquer ces comportements opposés par des considérations assez vagues et d'ailleurs gratuites sur une différence de tonus entre les

deux muscles. On se rend compte facilement que la subordination n'étant pas présente sur le triceps ne peut être supprimée. »

Cette explication de L. Lapicque nous paraît avoir une portée très générale, aussi l'avons-nous citée textuellement (1).

Personnellement, c'est dans cette répartition topographique de la subordination chez l'homme, ainsi que dans le caractère volitionnel de l'état musculaire étudié, que nous paraît résider la différence séparant nos expériences de celles de G. Bourguignon. Mais il est certain que tout ceci n'explore que divers aspects d'un même mécanisme général, celui de la commande réciproque de Sherrington.

Il nous reste, pour achever notre exposé, à faire état d'une dernière confirmation personnelle, qui fut entièrement imprévue à l'origine, mais qui nous semble assez instructive.

(1) Il nous paraît intéressant de reprendre, à la lumière de cette interprétation, les constatations de G. Marinesco, O. Sager et A. Kreindler dans l'hémiplégie (page 350). Là également, on voit que la posture modifiait fortement la chronaxie du même agoniste (biceps) et peu celle du même antagoniste (triceps). Dans ces conditions, la subordination semble bien être absente, sur ce muscle, chez l'homme.

CHAPITRE VI

DERNIÈRE CONFIRMATION IMPRÉVUE VALEUR SYMBOLIQUE DIFFÉRENTE DES PATTES ANTÉRIEURES ET POSTÉRIEURES

Le point de départ de cette confirmation est à rechercher dans la constatation qui fut à l'origine même de nos recherches sur la posture, à savoir que, chez le chien, le rapport des chronaxies des mêmes muscles antagonistes des extrémités antérieures et postérieures est approximativement inverse. Nous avons déjà détaillé ce point (Chapitre II précédent) ; rappelons seulement nos valeurs moyennes des capacités chronaxiques correspondantes :

	Capacités chronaxiques (en m μ F.)
<i>Pattes antérieures :</i>	—
Extenseur.	25 à 50
Fléchisseur	15 à 30
<i>Pattes postérieures :</i>	
Extenseur.	16 à 35
Fléchisseur	25 à 60

Secondairement, nous avons voulu comparer nos chiffres à ceux d'autres chercheurs. Nous n'avions pu trouver de véritable étude statistique correspondante, mais seulement quelques exemples de mesures analogues, faites au cours de telle ou telle expérience exécutée dans des buts très divers.

Or, ce faisant, nous nous sommes trouvés en présence de deux ordres de constatations. Si, d'une part, les valeurs absolues furent généralement très concordantes, d'autre part, le rapport de ces valeurs fut, soit le même que le nôtre, soit pour deux séries de recherches, l'inverse.

Comme travaux en accord, citons déjà la note de L. et M. Lapicque (1928), où ces auteurs constatent (sur la patte postérieure) que « quand l'animal est bien réveillé, le fléchisseur présente une chronaxie double (ou un peu plus), de celle de l'extenseur ». Dans le détail des chiffres de leur expérience, on peut lire les valeurs de :

Extenseur	43 m μ F.
Fléchisseur	35 m μ F.

C'est dans cette note, rappelons-le, que L. et M. Lapicque ont constaté que la section du sciatique, d'une part, ou l'anesthésie complète à l'éther, d'autre part, tendait à égaliser les valeurs précédentes.

De même, A. et B. Chauchard ont donné, à maintes reprises, des chiffres toujours en accord avec les nôtres et ils ont affirmé également l'existence d'un rapport inverse au niveau des pattes antérieures et postérieures (1).

Nous n'avons trouvé en désaccord que les valeurs figurant dans deux séries d'expériences, de A. Rudéanu, d'une part, et de M. Bonvallet, d'autre part, toutes deux portant sur les pattes postérieures. Nous avons repris le détail de ces deux catégories d'expériences, et comme il n'était pas question de suspecter la qualité des mesures de ces expérimentateurs, nous nous sommes demandé, s'il n'y avait pas précisément là, comme perturbateur responsable, un facteur de posture. Or, nos constatations furent curieuses.

Les valeurs de A. Rudéanu (*Thèse*, p. 34) ne sauraient, en réalité, nous retenir longtemps, car, sur un total de dix expériences, un premier groupe de cinq donne comme rapport normal, pour la patte postérieure, une valeur supérieure, à l'unité, alors que les cinq autres donnent une valeur inférieure à l'unité. Par ailleurs, si l'auteur parle de la patte maintenue en demi-extension, la posture générale de l'animal n'est pas spécifiée.

Les valeurs de M. Bonvallet (*Thèse*, p. 41) sont au contraire beaucoup plus suggestives. Dans huit cas sur dix, elle trouva les valeurs normales suivantes de capacités chronaxiques :

Extenseur	38 à 68 m μ F.
Fléchisseur	21 à 38 m μ F.

(1) Voir p. 392. « Le rapport de leurs antagonistes (membres antérieurs du chien) est normalement inverse de celui des membres postérieurs ».

Il s'agit donc d'un résultat exactement inverse du nôtre. Or, la position de l'animal au cours des mesures est ici spécifiée : « *l'animal était couché sur le dos* ». Nous retrouvons là, en réalité, une concordance parfaite avec celles de nos constatations faites sur le *chien normal*, placé dos en bas sur le plateau basculant.

Une contre-partie pour les pattes antérieures, tout aussi démonstrative, va nous être fournie par une autre série de recherches de M. Bonvallet avec J. Le Beau (1934), faites à propos de l'action de la morphine sur les chronaxies motrices des antagonistes des pattes antérieures. Citons tout d'abord les lignes suivantes :

« Sur l'animal intact, nous avons trouvé, selon la règle, des valeurs de chronaxie plus petites sur le fléchisseur que sur l'extenseur, le rapport de ces chronaxies était généralement légèrement inférieur à $1/2$, quoique pouvant atteindre dans quelques cas des valeurs très supérieures ($1/4$ et même $1/8$).

« Remarquons que, dans une expérience sur sept, nous avons trouvé sur l'animal intact des chronaxies égales pour l'extenseur et pour le fléchisseur ». Par conséquent ces auteurs obtiennent les mêmes valeurs que les nôtres, pour les pattes antérieures.

Remontons alors quelques lignes plus haut dans leur texte et nous lisons cette précision : « *Pendant les mesures, l'animal était couché sur le côté et la patte examinée maintenue, autant que possible, dans un état constant de demi-extension* ».

Donc, à l'accord entre ces chiffres et les nôtres, correspond cette fois un accord de posture. Le chien était couché sur le côté, comme nos chiens sur le plateau basculant en position horizontale, et nous avons vu que le chien normal couché sur le ventre ou sur le côté est, au point de vue des chronaxies des extrémités, dans une position réellement normale. Au contraire, le chien mis dos en bas devient chronaxiquement un chien dont la subordination est plus ou moins inversée. Remarquons, par ailleurs, que nous n'avons pas à discuter un facteur de posture segmentaire, puisque les auteurs précédents insistent eux-mêmes sur la précaution de maintenir la patte examinée « dans un état constant de demi-extension ».

La conclusion finale nous paraît donc très claire, puisque ce n'est précisément que dans les cas où la posture avait été en quelque sorte inversée que le rapport des chronaxies d'un chien dit normal

était lui-même trouvé inverse de celui-ci constaté par nous-mêmes et par les auteurs cités au début.

Un hasard généreux nous avait fourni là une dernière et assez élégante confirmation.

VALEUR SYMBOLIQUE DIFFÉRENTE DES PATTES ANTÉRIEURES ET POSTÉRIEURES

Arrivé au terme de ces recherches, il nous semble que la constatation précédente mériterait d'être élargie, ou mieux que se pose, en conséquence, une question nouvelle. Pourquoi la disposition chronaxique normale est-elle inverse sur les pattes antérieures et sur les pattes postérieures chez ce quadrupède, dont les quatre membres présentent cependant la même orientation dans l'espace ? Soulignons que nous pouvons transposer la même question sous l'angle de la subordination et nous demander, ce qui revient au même, pourquoi la subordination normale est inverse sur une patte antérieure et sur une patte postérieure.

Or, une question analogue, avait paru se poser à G. Bourguignon, chez l'homme, dès le début de ses propres recherches.

Comparons, en effet, les valeurs des chronaxies des muscles fléchisseurs et extenseurs (ces derniers considérés exclusivement en tant qu'antagonistes, des doigts et des orteils chez l'homme :

	Membre supérieur	Membre inférieur
	—	—
Extenseur.	0°40 à 0°70	0°16 à 0°34
Fléchisseur	0°16 à 0°34	0°40 à 0°70

Nous ne pouvons pas ne pas être frappés de retrouver exactement chez l'homme ce que nous avons rencontré chez le chien.

G. Bourguignon ne s'était évidemment pas posé la question sous cet angle général. N'envisageant que l'homme, il n'avait retenu chez lui qu'un point, celui de l'orientation différente des membres supérieurs et inférieurs. Il suffisait, pensait-il, d'annuler par la pensée la rotation embryonnaire différente des membres pour rétablir une symétrie, et il avait conclu en disant qu'il fallait simplement distinguer, pour les mouvements segmentaires des membres supérieur et

inférieur, le déplacement en avant et le déplacement en arrière (1).

Or, à la lumière de nos constatations chez le chien, il faut abandonner une explication aussi élémentaire; chez cet animal, l'orientation des quatre pattes est la même et cependant la même opposition existe entre membre antérieur et membre postérieur.

Il faut certainement chercher une explication beaucoup plus profonde à cette identité de répartition de la subordination entre ce quadrupède et ce bipède.

Différentes directions ne nous paraissent pas susceptibles de nous fournir une réponse (comparaison entre l'homme adulte et le nourrisson, rapport avec les chronaxies sensitives, etc...).

Plus séduisante peut-être est la direction suivante. Rappelons-nous la conclusion de M. Lapique, en 1934, sur la tortue comparée à la grenouille (passage souligné par nous-mêmes) : « En résumé, dans toutes les expériences, sauf une, j'ai trouvé présente chez la tortue une diminution de chronaxie sous l'influence des centres supérieurs caractérisant l'existence de la chronaxie de subordination. On peut, comme chez la grenouille, localiser dans le thalamus la fonction qui préside aux changements de chronaxie, *mais tandis que chez la grenouille, l'action ne porte presque uniquement que sur l'un des antagonistes, elle paraît s'exercer chez la tortue pour égaliser les chronaxies des deux espèces de muscles, comme le fait la strychnine sur divers animaux. La différence entre la grenouille et la tortue pourrait peut-être s'expliquer par le comportement différent de ces deux animaux vis-à-vis du danger, la grenouille ayant recours au saut pour s'enfuir, tandis que la tortue s'immobilise dans sa carapace en état de rigidité* ».

Dans ces conditions, n'est-il pas plus logique de se demander si le membre antérieur (ou supérieur) n'a pas une valeur symbolique autre que le membre postérieur (ou inférieur). Chez l'homme, et à un moindre degré chez le chien, le membre antérieur est, oserions-nous dire « plus intelligent », ou disons, plus correctement peut-être, qu'il est plus diversifié quant à ses possibilités de mouvements. Rien d'éton-

(1) « Les homologues du membre supérieur et du membre inférieur de l'homme adulte normal sont inverses au point de vue embryologique et au point de vue chronaxique. Au point de vue embryologique en effet la face antérieure de la jambe et de la cuisse est homologue à la face postérieure de l'avant-bras et du bras. Au contraire, au point de vue chronaxique les deux membres sont homologues face à face, puisqu'aux deux membres les petites chronaxies se trouvent à la face antérieure et les grandes à la face postérieure. »

nant à ce que l'état de préparation à la réponse automatique fondamentale corresponde, pour le membre antérieur à la flexion, et pour le membre postérieur, membre moins intelligent et plus statique, à l'extension.

Ceci rejoindrait peut-être cet autre problème d'une organisation, asymétrique cette fois selon l'axe du corps, problème que nous avons déjà mentionné à propos des constatations de H. H. Jasper chez l'homme droitier et gaucher, ou chez certains animaux (rat par exemple, quadrupède à démarche par bipède diagonal).

Ainsi pourra-t-on peut-être encore répondre à cette question, posée déjà par K. M. Walthard, puis par H. Quincke et J. Stein : pourquoi les chronaxies des muscles fléchisseurs apparaissent-elles plus stables que celles des muscles extenseurs ?

Mais nous nous refusons, dans les dernières lignes d'un ouvrage que nous avons voulu aussi objectif que possible, à paraître céder finalement aux facilités d'un finalisme toujours séducteur. Remarquons simplement que ce n'est pas le moindre mérite d'une notion générale aussi féconde que celle de la chronaxie, que d'obliger — et de permettre — de reprendre les problèmes, à la fois les plus élémentaires et les plus profonds. Aussi terminerons-nous sur les paroles suivantes, par lesquelles H. Altenburger a clôturé à Wiesbaden, en 1932, le XXI^e Congrès des Neurologistes allemands, consacré précisément à la chronaxie :

« Vom Standpunkt einer neuro-physiologischen Betrachtungsweise aus ist jedoch festzustellen dasz keine Methode der letzten Jahrzehnten in die Fragen der Funktionsweise des Nervensystems so neue Gesichtspunkte hineingetragen, und die Auffassungen teilweise so gewandelt hat, wie die Chronaxie. Hierin sehe ich ihren grössten Wert. »

« Sous l'angle de la pensée neuro-physiologique, il faut affirmer qu'aucune méthode des dernières décades n'a apporté dans les problèmes du mode de fonctionnement du système nerveux, des points de vue aussi nouveaux, ni autant bouleversé toute une part de nos conceptions. C'est en cela que s'exprime à mes yeux sa très grande valeur. »

BIBLIOGRAPHIE

(La liste suivante ne comprend pratiquement pas de références concernant la chronaxie en général, dont les plus importantes peuvent être trouvées dans les ouvrages mentionnés au chapitre premier. Elle se limite aux travaux, personnellement utilisés, portant sur la chronaxie de subordination).

A

- ABELOUS (J. E.) et LASALLE (H.), Influence de la section d'un nerf sur l'excitabilité générale du système nerveux, *C. R. Acad. Sciences*, 1927, CLXXXV, p. 1312.
- , Origine humorale des modifications de l'excitabilité du système nerveux au cours de la dégénérescence wallérienne d'un nerf sectionné, *C. R. Acad. Sciences*, 1928, CLXXXVI, p. 1015.
- , Modifications de l'excitabilité d'un nerf au cours de la dégénérescence du nerf homologue sectionné. Origine humorale de ces modifications, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 1105.
- , Origine humorale de la parésie consécutive à la destruction des surrénales, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 475.
- ABUREL (F.) et CHAUCHARD (A. et B.), Le réflexe vaso-moteur par excitation du nerf hypogastrique. Mesure de l'excitabilité des voies centripètes sympathiques, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVI, p. 1218.
- , Influence de la section sur la chronaxie du nerf hypogastrique, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 1269.
- ACEVEDO (D.), Modifications de l'excitabilité médullaire et thalamique par l'ion Br, *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.*, 1930, VI, p. 427.
- ACHELIS (J. D.), Ueber die Umstimmung des peripheren motorischen Nerven, *Pflüg. Arch.*, 1928, CCXIX, p. 411.
- , Ueber die Umstimmung der Sensibilität, *Pflüg. Arch.*, 1930, CCXXVI, p. 212.
- , Kritische Bemerkungen zur Chronaxiebestimmung am Menschen, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXX, p. 227.
- ACHELIS (J. D.) et MERKULOW (J.), Die elektrische Erregbarkeit des Auges während der Dunkelsadaptation, *Zeitschr. für Sinnesphysiol.*, 1929, LX, p. 95.

- ADRIAN (E. D.), The reponse of human sensory nerves of short duration, *Journ. of Physiol.*, 1919, LIII, p. 70.
- ALEXIU (L.), Recherches chronaximétriques sur la diffusion de l'excitation au cours de l'effort physique, *Thèse Sciences*, Paris, 1933.
- ALEXIU (L.), LAUGIER (H.) et NÉOUSSIKINE (B.), Recherches chronaximétriques sur la diffusion de l'excitation au cours de l'effort physique, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXII, p. 1179.
- ALTENBURGER (E.), Beiträge zur Vestibularischronaxie, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1932, CXXXVIII, p. 332.
- ALTENBURGER (H.), Untersuchungen zur Physiologie und Pathophysiologie der Koordination. 2 Mitt.: Die willkürlichen Einzelbewegungen bei Kleinhirnläsionen, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1930, CXXIV, p. 679.
- , Der Einfluss des Sympathicus auf die Tätigkeit des quergestreiften Muskels beim Menschen, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1931, CXXXII, p. 490.
- , Sympathicusschaltung und motorische Chronaxie, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1932, CXL, p. 89.
- , Sensible Chronaxie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 219.
- , Chronaxie, *Deuts. Zeitsch. f. Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 269.
- , Vegetative Regulation cerebro-spinaler Funktionen, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1933, CXLIV, p. 338.
- , Elektrodiagnostik, einschliesslich Aktionsströme und Chronaxie, *Handbuch der Neurologie von Bumke et Foerster*, III, Julius Springer edit., Berlin, 1936.
- ALTENBURGER (H.) et GUTTMANN (L.), Chronaxie und Aktionsstrombild bei Ermüdung durch Willkürkontraktion, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1928, CXV, p. 1.
- ALTENBURGER (H.) et KROLL (F. W.), Die vegetative Beeinflussung des optischen Systems, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1930, CXXIV, p. 527.
- , Suggestive Beeinflussung der Sensibilität, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1929, CXI, p. 144, et *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1930, CXXIV, p. 538.
- , Ueber die vegetative Beeinflussung des somatischen Nervensystems, *Pflüg. Arch.*, 1930, CCXXIII, p. 733.
- , Chronaximetrische Ermüdungsstudien, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1931, CXXXII, p. 484.
- , Chronaxieveränderungen durch Verschiebungen im Säure-Basengleichgewicht und ihre Abhängigkeit vom Sympathicus, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1931, CXXXV, p. 501.
- , Humorale Beeinflussung cerebro-spinaler Reflexvorgänge, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1931, CXXXVI, p. 39.
- , Die parasympathische Beeinflussung des neuromuskulären Apparates, *Pflüg. Arch.*, 1932, CCXXX, p. 349.
- ALTENBURGER (H.) et RIOCH (Mc K. D.), Zur Frage der sympathischen Beeinflussung des cerebro-spinalen Nervensystems. *Pflüg. Arch.*, 1932, CCXXIX, p. 473.
- , Zur Frage der Reizbarkeit sympathischer Nervenfasern, *Zeitschr. für Biolog.*, 1933, XCH, p. 331.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTENBURGER (H.) et WOLF (G. H.), Vestibulare Beeinflussung der Körpermuskulatur, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1932, CXXXVIII, p. 637.
- , Epileptische Anfall und neuromuskuläre Reizbarkeit, *Klin. Wochenschr.*, 1932, XI, p. 980.
- APOSTOLAKI (D. I.) et DERIAUD (R.), Variations de la chronaxie au cours de la dégénérescence expérimentale, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCII, p. 1482.
- ASHER (L.), Allgemeine Physiologie der Erregungsvorgänge, *Lehrbuch der allgemeinen Physiologie*, herausgegeben von Gellhorn, Leipzig, Georg Thieme édit., 1931.
- , Die physikalische und chemische Wirkungsweise des Sympathicus, vornehmlich auf die Muskulatur, *Klin. Wochenschr.*, 1932, no 31, p. 1292.
- , Report of the mode of action of the sympathetic and its integrative function, *IIe Congr. Neurolog. Internat.*, Londres, 1935.
- ATHANASIC (I.), Recherches sur le fonctionnement des muscles antagonistes dans les mouvements volontaires, *C. R. Acad. Sciences*, 1902, CXXXIV, p. 311.

B

- BAEYER (H. von) et STICHS (W.), Ueber die Dehnung von Muskeln und Nerven des Frosches, *Münch. mediz. Wochenschr.*, 1932, LXXXIX, no 26, p. 1024.
- BARD (P.), Some postural deficiencies following certain cortical ablations, *Americ. Journ. of Physiol.*, 1931, XCVII, p. 503.
- , The cortical representation of certain postural reactions and the normal functioning of cortical remnants, *The Journ. of nerv. and ment. dis.*, 1932, LXXVI, p. 56.
- , Studies on the cerebral cortex. I. Localised control of placing and hopping reactions in the cat and their normal management by small cortical remnants, *Arch. of Neurol. and Psych.*, 1933, XXX, p. 40.
- BARD (P.), BROOKS (Ch. M.) et LOWRY (Th.), Central localisation of « hopping » and « placing » reactions in cats, rats and alligators, *Amer. Journ. of Physiol.*, 1932, CI, p. 3.
- BARY (D. T.) et CHAUCHARD (A. et B.), Influence de la saignée sur l'excitabilité du pneumogastrique dans son action sur la pression artérielle. *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIV, p. 170.
- , Les modifications de l'excitabilité du nerf grand splanchnique sous l'influence de l'adrénaline, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 281.
- BEERENS (J.), Variations de la chronaxie du gastrocnémien de la grenouille sous l'effet de troubles circulatoires, *Arch. internat. de Physiol.*, 1926, XXVI, p. 102.
- BENA (E.), Zu den Normalwerten der Rheobasen, Chronaxien und der chronakischen Antagonistenverhältnissen, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 292.

- BENA (E.), Changes of chronaxy and chronatic relations between the antagonistic muscles in chronic encephalitic parkinsonism, *II^e Congr. Neurolog. Internat.*, Londres, 1935.
- BENNATI (D.), Action des doses physiologiques d'aldéhyde formique sur l'excitabilité neuro-musculaire chez le chien, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIV, p. 1175.
- BERNARD (J.) et LEFEBVRE (J.), L'étude des réflexes médullaires cutanés par les courants itératifs, *La Médecine*, 1936, n° 8, p. 481.
- BERNSTEIN (N.), Problem der Wechselbeziehungen der Koordination und der Lokalisation, *Ark. biolog. Naok*, 1935, XXXVIII, p. 1.
- BEST (F.), Ist der Sehnerv elektrisch reizbar? *Ber. u. d. Versam. d. deutsch. Ophthalm. Gesellsch.*, 1932, XLIX, p. 239.
- BLUMEN (B.), Contribution à l'étude de la maladie osseuse fibro-kystique de Recklinghausen, *Thèse Médecine*, Paris, 1931.
- BLUMENFELD (E.), Ueber den Einfluss von Kalium und Calciumsalzen auf die Erregbarkeit der Froschnerven, *Biochem. Zeitschr.*, 1925, CLVI, p. 236.
- BLUMENFELDT (E.) et KÖHLER (H.), Über Chronaxie-Befunde bei Tabes dorsalis, *Zeitschr. für klin. Medizin*, 1928, CVIII, p. 231.
- BLUMENFELDT (E.), SAGER (O.) et KÖHLER (H.), Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Scopolamins unter besonderer Berücksichtigung des Tonusproblems, *Zeitschr. für klin. Medizin*, 1928, CVII, p. 34.
- BONNET (V.), Phénomène de subordination sur le nerf de la pince chez l'Ecrevisse, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 993.
- , Analogie d'action des centres et des excitations répétées sur la chronaxie nerveuse chez l'Ecrevisse, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 995.
- BONVALLET (M.), Recherches expérimentales sur le mécanisme de la régulation des chronaxies motrices périphériques, *Thèse Sciences*, Paris, 1935.
- BONVALLET (M.) et LE BEAU (J.), Action de la morphine sur les chronaxies motrices des antagonistes des pattes postérieures chez le Chien, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 970.
- , Lois de sommation du réflexe médullaire chez le Chien. *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 946.
- BONVALLET (M.) et NÉOUSSIKINE (B.), Recherches sur la complexité des lois d'excitation sur le muscle normal, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 747.
- , Etude comparative de l'excitabilité du muscle normal et du muscle à nerf dégénéré, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 750.
- BONVALLET (M.) et RUDÉANU (A.), Action de la morphine sur la coordination des mouvements, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 967.
- , Action de la scopolamine sur les chronaxies motrices périphériques. Relation avec la coordination des mouvements, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 1193.
- , Sur le rôle de l'écorce cérébrale dans la régulation des chronaxies motrices, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 696.
- , Rôle des canaux semi-circulaires dans la régulation des chronaxies motrices périphériques, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 1184.

- BORNSTEIN (A.), Die Reaktion der motorischen Chronaxie auf Bäder, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1931, CXXXV, p. 609.
- , Die Reaktion der motorischen Chronaxie auf Bäder. II Mitt. : Nachweis des Fehlens einer humorale Komponente, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1932, CXXXVIII, p. 364.
- BOUMANN (H. D.), Beitrag zur Kenntnis der Erregungsleitung vom Nerven zum Muskel. I Mitt. : Ueber die « Chronaxie de subordination » in Zusammenhang mit der Theorie der Erregungsleitung des Nerven, *Arch. Néerl. de Physiol.*, 1931, XVI, p. 168.
- , Beitrag zur Kenntnis der Erregungsleitung vom Nerven zum Muskel. III Mitt. : Nähere Analyse der Wirkung des Sympathicus auf den quergestreiften Muskel mittels der Methode der Chronaxiebestimmung, *Arch. Néerl. de Physiol.*, 1932, XVII, p. 12.
- BOURGEOIS (P.), La myasthénie, maladie d'Erb-Goldflamm, *Thèse Médecine*, Paris, 1928.
- BOURGUIGNON (G.), Chronaxie dans une anastomose hypoglosse-faciale, *Rev. Neurol.*, 1920, n° 11, p. 1114.
- , Modifications de la chronaxie des muscles squelettiques et de leurs nerfs, par répercussion de la lésion de neurones auxquels ils sont fonctionnellement associés, *C. R. Acad. Sciences*, 1921, CLXXIV, p. 773.
- , Sur les variations de la chronaxie au cours de la dégénérescence expérimentale, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCIII, p. 348.
- , La chronaxie dans les états de rigidité musculaire en général, *Rev. Neurol.*, 1921, I, n° 6, p. 660.
- , La chronaxie chez l'homme, *Thèse Sciences*, Masson édit., Paris, 1923.
- , La signification physio-pathologique du signe de Babinski, *C. R. Acad. Sciences*, 1925, CLXXI, p. 161.
- , La chronaxie dans la sclérose latérale amyotrophique, *Rev. Neurol.*, 1925, I, n° 6, p. 808.
- , Répercussion d'une lésion corticale sur les muscles allant jusqu'à un léger degré de dégénérescence. Examen électrique du malade étudié par G. Roussy et Mlle G. Lévy, *Rev. Neurol.*, 1926, II, n° 5, p. 390.
- , Interprétation d'un cas d'aréflexie par l'étude de la chronaxie, *Rev. Neurol.*, 1926, II, n° 5, p. 406.
- , Hétérochronisme du nerf et du point moteur musculaire à la naissance chez l'homme, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1273.
- , Variations de la chronaxie dans différents états fonctionnels, spontanés et expérimentaux, sans lésion organique, *Rev. Neurol.*, 1927, I, n° 6, p. 882.
- , Les conditions périphériques du réflexe plantaire normal et du signe de Babinski. Etude de la chronaxie motrice et sensitive. *Rev. Neurol.*, 1927, I, n° 6, p. 1081.
- , Innervation de tout le domaine moteur du cubital simultanément par le cubital et le médian et d'une partie du domaine du médian par les deux nerfs. Symptomatologie très réduite de la section du cubital. Interprétation de la dégénérescence partielle, *Rev. Neurol.*, 1928, II, p. 191.
- , Essai d'interprétation du mécanisme de l'excitation pyramidale par la voie orbito-occipitale chez l'homme. *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 102.

- BOURGUIGNON (G.), Chronaxie de la jambe et réflexe plantaire chez le chat et le lapin. Double point moteur et double chronaxie des extenseurs des orteils, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 158.
- , La chronaxie du neurone moteur central chez les trépanés, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 161.
- , Chronaxies sensorielles cutanées chez l'homme normal, *C. R. Acad. Sciences*, 1929, CLXXXIX, p. 305.
- , La chronaxie du faisceau pyramidal de l'homme, *Rev. Neurol.*, 1929, I, n° 5, p. 590.
- , La chronaxie dans le torticollis spasmodique et autres états spasmodiques, *Rev. Neurol.*, 1929, I, n° 6, p. 1038.
- , La chronaxie dans l'encéphalite épidémique, *Rev. d'oto-neuro-ophtalm.*, 1931, IX, p. 729.
- , Les syndromes chronaxiques et le rôle de la chronaxie dans le diagnostic des maladies nerveuses centrales et périphériques, *Paris Médical*, 1931, n° 40, p. 279.
- , Triple chronaxie à la face postérieure de la cuisse et du bras chez l'homme. Chronaxie de l'anconé, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 928.
- , La chronaxie du nerf et du point moteur musculaire dans les répercussions en pathologie humaine et expérimentale, *Deuxième Congrès International de Pathologie comparée*, 1932.
- , Muscles à deux et à trois chronaxies et synergies musculaires. Synthèse générale des chronaxies motrices, *Bullet. offic. de la Soc. d'Electrothér. et de Radiol.*, 1932, nov., p. 496.
- , La chronaxie motrice et les syndromes chronaxiques, *XXI^e Jahresversam. der Gesel. Deuts. Nervenärzte in Wiesbaden. Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 198.
- , Les chronaxies sensitives nerveuses et cutanées. Interprétation des sensibilités thermique et douloureuse à l'aide des chronaxies sensitives normales et de leurs variations dans la dissociation syringomyélique de la sensibilité, *Bullet. offic. de la Soc. d'Electrothér. et de Radiol.*, 1933, oct., p. 418.
- , Le mécanisme chronaxique des réflexes normaux et pathologiques, *Rev. de Pathol. compar. et d'Hyg. gén.*, 1933, n° 437, p. 218.
- , Triple chronaxie vestibulaire, *C. R. Acad. Sciences*, 1933, CXCVII, p. 353.
- , Double inclinaison et double chronaxie vestibulaire par excitation mono-auriculaire chez l'homme, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 1289.
- , Signification physiologique des réflexes tendineux, *Rev. d'Actinol. et de Physiothér.*, 1934, X, n° 2, p. 80.
- , Variations extemporanées de la chronaxie sous l'influence de la douleur provoquée dans le rhumatisme chronique, *C. R. Acad. Sciences*, 1934, CXCI, p. 381.
- , Variations de la chronaxie d'un muscle pendant la contraction volontaire de ses antagonistes chez l'homme normal, *C. R. Acad. Sciences*, 1934, CXCI, p. 489.
- , Variation de la chronaxie du biceps pendant la contraction volontaire de son antagoniste, *Bullet. offic. de la Soc. d'Electroth. et de Radiol.*, 1934, oct., p. 326.

- BOURGUIGNON (B.), La chronaxie dans le mouvement volontaire et dans la douleur chez l'homme normal. Chronaxie statique et chronaxie dynamique, *C. R. Acad. Sciences*, 1935, CCI, p. 487.
- , Chronaxie statique et chronaxie dynamique, *Arch. d'Electr. méd. et de Physioth. du Cancer*, 1935, n° 610, p. 353.
- , La chronaxie en médecine pratique, *Rev. méd. Franç.*, 1936, n° 4, p. 300.
- BOURGUIGNON (G.) et BANU (G.), La chronaxie des nerfs et des muscles chez les rachitiques, *C. R. Soc. Biologie*, 1921, LXXXIV, p. 783.
- BOURGUIGNON (G.) et BENNATI (D.), Chronaxie du nerf, du point moteur et des nerfs intra-musculaires dans les répercussions expérimentales chez le lapin. *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 223.
- , Chronaxie vestibulaire bi-auriculaire et mono-auriculaire chez le chat et le lapin, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 1292.
- BOURGUIGNON (G.), COURLAND (M.) et DÉJEAN (R.), Variations de la chronaxie dans les lésions de la rétine et du segment rétro-bulbaire du nerf optique, *C. R. Acad. Sciences*, 1926, CLXXXII, p. 1250.
- BOURGUIGNON (G.) et FAURE-BEAULIEU (M.), Un cas d'amyotrophie Charcot-Marie fruste et sporadique, avec atteinte de la voie sensitive démontrée par les réactions électriques, *Rev. Neurol.*, 1922, II, p. 956.
- BOURGUIGNON (G.), FAURE-BEAULIEU (M.) et CAHEN (R.), Altérations de la chronaxie dans un cas de syndrome neuro-anémique ; atteinte légère, probablement par répercussion, du neurone moteur périphérique, *Rev. Neurol.*, 1926, II, n° 4, p. 304.
- BOURGUIGNON (G.) et HALDANE (J. B. S.), Evolution de la chronaxie pendant le sommeil, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 1365.
- BOURGUIGNON (G.) et D'HEUCQUEVILLE (G.), Chronaxie et troubles profonds de l'expression mimique chez une catatonique, *Ann. Medico-Psychol.*, 1931, I, p. 461.
- BOURGUIGNON (G.) et DE JONG (H.), Variations de la chronaxie dans les états cataleptoïdes provoqués chez le chat par injection de bulbo-capnine, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 53.
- , Action de la bulbo-capnine sur la chronaxie de l'homme normal, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 57.
- BOURGUIGNON (G.) et LAIGNEL-LAVASTINE (P.), La chronaxie dans les syndromes parkinsoniens, *Rev. Neurol.*, 1921, I, n° 6, p. 656.
- BOURGUIGNON (G.) et LAUGIER (H.), Variations de l'excitabilité neuro-musculaire sous l'influence de la suppression et du rétablissement de la circulation d'un membre chez l'homme, *Arch. internat. de Physiol.*, 1923, XXI, p. 265.
- , Variations de la chronaxie dans la fatigue par contraction volontaire soutenue chez l'homme, *C. R. Acad. Sciences*, 1928, CLXXXVII, p. 846.
- BOURGUIGNON (G.) et MOLLARET (P.), Réflexes plantaires directs et croisés dans un cas de monoplégie crurale. Chronaxie et lois des réflexes, *Rev. Neurol.*, 1930, I, n° 3, p. 451.
- BOURGUIGNON (G.) et MONNIER (M.), Les variations de la chronaxie sous l'influence des éclairages colorés dans les torticolis spasmodiques, *C. R. Acad. Sciences*, 1936, CCIII, p. 347.

- BOURGUIGNON (G.) et SCHIFF (P.), La chronaxie chez les asthéniques, *L'Encéphale*, 1924, n° 4, p. 247.
- BOURGUIGNON (G.), TURPIN (R.) et GUILLAUMIN (Ch. O.), Variations parallèles de la chronaxie et des caractères physico-chimiques du plasma sanguin, au cours de la tétanie par hyperpnée volontaire chez l'homme, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCII, p. 781.
- BREMER (F.), La sommation d'influx nerveux dans l'arc réflexe spinal, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 509.
- , Nouvelles recherches sur la sommation centrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIV, p. 810.
- , Contribution à l'étude du problème de la transmission neuro-musculaire, *Arch. internat. de Pharmacodyn.*, 1930, XXXVIII, p. 300.
- , Contribution à l'étude du phénomène de l'inhibition centrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVI, p. 465.
- , Recherche sur les processus d'excitation et d'inhibition centrales, *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.*, 1931, VII, p. 176.
- , Le tonus musculaire. Rapport à l'Association des Physiologistes, *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.*, 1932, VIII, p. 199.
- BREMER (F.) et GÉRARD (P.), Sur les modifications du gastrocnémien de la grenouille consécutives à la section du sciatique, *C. R. Soc. Biologie*, 1926, XCIV, p. 1035.
- BREMER (F.) et HOMÈS (G.), Une théorie de la sommation d'influx nerveux, *Arch. Internat. de Physiol.*, XXXV, p. 39.
- BREMER (F.) et RYLAND (P.), Action de la strychnine sur l'excitabilité des différents éléments de l'arc réflexe, *C. R. Soc. Biologie*, 1924, XCI, p. 440.
- BREMER (F.) et TITECA (J.), Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'atonie curarique, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 253.
- , Atonie curarique et inhibition de Wedensky, *Arch. internat. de Physiol.*, 1935, XLII, p. 223.
- BRÜCKE (E. Th. von), Summation (Förderung) und Mahnung, *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, IX, p. 633, Berlin, Julius Springer édit., 1929.
- , Einflüsse des vegetativen Nervensystems auf Vorgänge innerhalb des animalischen Systems, *Ergebnisse der Physiol.*, 1932, XXXIV, p. 220.
- BRÜCKE (E. Th. von), AUERSPERG (A.) et KRANNICH (E.), Umstimmungsvorgänge bei Facialisreflexen durch den Sympathicus und durch starke Reize, *Pflüg. Arch.*, 1933, CCXXXII, p. 199.
- BRÜCKE (E. Th. von), HOU (Ch. L.) et KRANNICH (E.), Rebound und intrazentralen Wettstreit zwischen hemmenden und erregenden Impulsen, *Pflüg. Arch.*, 1934, CCXXVII, p. 733.
- BRÜCKE (E. Th. von) et KRANNICH (E.), Ueber den Einfluss des Sympathicus auf die Sensibilität, *Pflüg. Arch.*, 1931, CCXXVIII, p. 267.
- BRUNNER-ORNSTEIN (M.), La chronaxie de l'œsophage du chien, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, CXXII, p. 835.

- BUCHANAN (D. N.) et GARVEN (H. S. D.), The chronaxie in tetany, *Journ. of Physiol.*, 1926, LXII, p. 115.
- BUJAS (Z.) et CHWEITZER (A.), Contribution à l'étude du goût dit électrique, *Année psychologique*, 1934, XXXV, p. 147.
- BUYTENDIJK (F. J. J.), An experimental investigation into the influence of cortical lesions on the behaviour of rats. *Arch. Néerland. de Physiol.*, 1932, XVII, p. 370.
- BYKOW (K. M.), ALEXANDROFF (I. S.), WIRJIKOWSKY (S. N.) et RIEL (A. V.), Influence du travail musculaire sur l'activité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1398.

C

- CAMPOS (C.) et MOURA (F. de), Acção do veneno de sapo sobre a chronaxia, *Annaes Facul. Med. Sao Paulo*, 1929, IV, p. 65.
- CARDOT (H.) et LAUGIER (H.), Variations des paramètres caractéristiques de l'excitabilité des nerfs sous l'influence de l'électrotonus, *C. R. Soc. Biologie*, 1914, LXXVI, p. 249.
- CARDOT (H.) et REGNIER (J.), Action du chlorhydrate de cocaïne sur le tronc nerveux ; modifications des paramètres de l'excitabilité des fibres sensitives, *C. R. Soc. Biologie*, 1926, XCV, p. 1247 et *Bul. des Scienc. pharmacolog.*, 1926, XXXIII, p. 10 et 77.
- , Chronaxie des fibres motrices et sensitives du sciatique de la grenouille, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1136.
- CARDOT (H.), REGNIER (J.) et SANTENOISE (D.), Influence de l'atropine et de l'éserine sur la chronaxie du gyrus sigmoïde, *C. R. Soc. Biologie*, 1926, XCV, p. 1334.
- CARDOT (H.), REGNIER (J.), SANTENOISE (D.) et VARÉ (P.), Excitabilité pneumogastrique et excitabilité corticale, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVI, p. 665.
- , Effets de la vagotomie sur l'excitabilité corticale, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVI, p. 774.
- , Effets de la section et de l'excitation des filets thyroïdiens d'origine pneumogastrique sur l'excitabilité corticale, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVI, p. 775.
- , Influence de l'activité musculaire sur l'excitabilité corticale, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 698.
- , Sur les variations de l'excitabilité corticale, en rapport avec l'excitabilité pneumogastrique, l'appareil thyroïdien et l'activité musculaire, *C. R. Acad. Sciences*, 1927, CLXXXVI, p. 1598.
- CHAMBON (M.), Etude comparée des bromhydrates de scopolamine sur la chronaxie du système neuro-musculaire de la grenouille, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 512.
- CHAUCHARD (A. et B.), Influence du chloroforme et de la morphine sur l'excitabilité des nerfs, *C. R. Soc. Biologie*, 1921, LXXXIV, p. 647.
- , Influence du chloral et du chloralose sur l'excitabilité des nerfs, *C. R. Soc. Biologie*, 1921, LXXXIV, p. 826.

- CHAUCHARD (A. et B.), Mesure de l'excitabilité des fibres vaso-constrictrices du nerf sciatique, *C. R. Soc. Biologie*, 1924, XC, p. 492.
- , Chronaxie de la voie motrice cortico-médullaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCII, p. 955.
- , Recherches quantitatives sur l'excitabilité de l'appareil du goût chez l'homme, *C. R. Acad. Sciences*, 1927, CLXXXIV, p. 1273.
- , Modifications des paramètres de l'excitabilité des zones motrices de l'écorce cérébrale sous l'influence du chloroforme, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVI, p. 1263.
- , Influence de la ligature des artères carotides et vertébrales sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 1572.
- , Modifications de l'excitabilité d'un nerf centripète consécutives à des interventions sur d'autres nerfs, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, CII, p. 4013.
- , Influence de l'ischémie sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Acad. Sciences*, 1929, CLXXXVIII, p. 457.
- , Action de la saignée sur l'excitation du centre respiratoire et des fibres centripètes du pneumogastrique, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIV, p. 80.
- , Variations de l'excitabilité de la corde du tympan et de la glande sous-maxillaire consécutives à la stimulation du sympathique, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 267.
- , Les effets de la section des fibres vaso-dilatatrices du nerf lingual sur leur excitabilité, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIV, p. 1062.
- , Analyse chronaximétrique de l'antagonisme entre les barbiturates et la strychnine sur le système nerveux, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXV, p. 1584.
- , Variations de la chronaxie des antagonistes par excitation des centres, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 957.
- , Le goût, *Traité de Physiologie normale et pathologique*, X-2, p. 1529, Masson édit., 1935.
- CHAUCHARD (A. B. et P.), Influence des centres sur l'excitabilité des nerfs moteurs chez les Crustacés, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CXI, p. 621.
- , Influence du chloroforme sur l'excitabilité de l'appareil neuro-moteur chez les Crustacés, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 136.
- , Recherches sur la subordination nerveuse, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXV, p. 1204.
- , Recherches sur le fonctionnement neuro-moteur chez quelques animaux marins, *Bullet. du Labor. de St-Servan*, 1934, XII, p. 23.
- , Les variations de l'excitabilité des fibres sympathiques préganglionnaires et postganglionnaires sous l'effet des agents sympatholytiques, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 481.
- CHAUCHARD (A. et B.) et BARRY (D. T.), Effects of hæmorrhage on the vascular nervous mechanism, *British Journal of experim. Pathol.*, 1931, XII, p. 190.
- CHAUCHARD (A. et B.) et COURNAND, Valeur de la chronaxie du nerf facial chez les sujets présentant le signe de Chvostek, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 491.
- CHAUCHARD (A. et B.) et CZANECKI, Influence de l'ablation des thyroïdes et des parathyroïdes sur l'excitabilité du nerf grand splanchnique chez le Chien, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, C, p. 1114.

- CHAUCHARD (A. et B.) et DENISSOF (P.), Variations de la chronaxie de l'écorce cérébrale sous l'influence des excitations thermiques périphériques, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 596.
- , Mesure de la réaction de l'écorce des deux hémisphères cérébraux aux excitations thermiques périphériques unilatérales, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 826.
- CHAUCHARD (A. et B.) et DRABOVITCH (W.), Réllexes conditionnés et chronaxie, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 959.
- , Modifications de l'excitabilité des neurones périphériques au cours du mouvement, dans le réflexe conditionné, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXIX, p. 76.
- , La chronaxie de l'écorce cérébrale aux divers temps du réflexe conditionné. Isochronisme des neurones centraux et périphériques, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 57.
- CHAUCHARD (A. et B.), ERBER (B.) et MOLLARET (P.), Etude chronaxique et interprétation physio-pathologique de la poliomyélite expérimentale du Singe après inoculation intracérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXV, p. 943.
- , Etude chronaxique de la poliomyélite expérimentale du Singe après inoculation intrapéritonéale, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXV, p. 1030.
- Etude chronaxique de la poliomyélite expérimentale du Singe, *Ann. de l'Institut Pasteur*, 1934, LII, p. 444.
- CHAUCHARD (A. et B.), FEGLER (G.) et BARTENBACH (B.), Variations de l'excitabilité du centre respiratoire et des fibres centripètes du nerf vago-sympathique, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, CI, p. 657.
- CHAUCHARD (A. et B.) et FIESCHI, Les effets de la section des fibres vaso-dilatatrices du nerf lingual sur leur excitabilité, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIV, p. 1062.
- CHAUCHARD (A. et B.) et KAJIWARA (S.), Le rapport des chronaxies des zones motrices corticales de la flexion et de l'extension des membres, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV, p. 776.
- , Action de l'alcool sur l'excitabilité des neurones moteurs de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV, p. 778.
- , Le rapport des chronaxies des antagonistes dans la narcose par compression du cerveau, *C. R. Acad. Sciences*, 1931, CXCH, p. 377.
- CHAUCHARD (A. et B.) et KLEITMANN (N.), Modifications de l'excitabilité de l'appareil irido-dilatateur par l'uréthane, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, C, p. 398.
- CHAUCHARD (A. et B.) et OZORIO DE ALMEIDA, L'influence de la vagotomie double sur l'excitabilité du pneumogastrique, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, CII, p. 639.
- CHAUCHARD (A. et B.) et SARADJICHVILL (P.), Etude quantitative de l'action de l'histamine sur l'excitabilité des fibres inhibitrices cardiaques du nerf vago-sympathique, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 105.
- CHAUCHARD (B.) et CHORINE (V.), Modifications de l'excitabilité nerveuse dans la lèpre des rats, *Bull. de l'Acad. de Méd.*, 1936, C, p. 954.
- CHAUCHARD (P.), Influence des centres nerveux sur l'excitabilité des systèmes antagonistes des appendices locomoteurs chez les Crustacés, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVII, p. 348.

- CHAUCHARD (P.), Action des divers étages de centres encéphaliques sur l'excitabilité du réflexe médullaire chez les Sélaciens, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXVIII, p. 429.
- , La chronaxie des divers systèmes neuro-musculaires chez les Crustacés et ses variations dues à la subordination, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 1600.
- CHEVALLIER (A.) et ESPY (L.), Recherches sur les valeurs de la chronaxie motrice du cobaye normal et le taux de la vitamine A hépatique, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 820.
- , Sur l'influence de la réserve hépatique en vitamine A sur la chronaxie de subordination, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 217.
- , Influence de la thyroxine sur la chronaxie motrice chez des animaux présentant des réserves variables en vitamines A, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 955.
- CHEVALLIER (A.), CHORON (Y.) et ESPY (L.), Sur les variations saisonnières de la réserve en vitamine A et de la chronaxie motrice chez le cobaye, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXIII, p. 909.
- CICARDO (V. H.), Chronaxie musculaire des Batraciens, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 495.
- , Chronaxie de subordination, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 499.
- , Excitabilité nerveuse et musculaire des Crapauds en état d'asthénie hypophysoprive, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 727.
- , Modifications de l'excitabilité nerveuse par action du venin de cobra, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 732.
- , Excitabilité neuro-musculaire et réflexe des Crapauds surrénoprives, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 489.
- , La excitabilidad periferica de los sapos intactos y con excitacion de los centros nerviosos. El problema de la subordinacion nerviosa, *Rev. de la Soc. argent. de Biologia*, 1936, XII, p. 253.
- CLAUDE (H.) et BOURGUIGNON (G.), La forme de la contraction musculaire aux courants électriques et la chronaxie dans deux cas d'encéphalite léthargique, *Rev. Neurol.*, 1921, I, n° 1, p. 85.
- CLAUDE (H.), BOURGUIGNON (G.) et BARUK (H.), La chronaxie dans la démence précoce. Individualisation des formes catatoniques par la chronaxie, *Bullet. de l'Acad. de Méd.*, 1927, XCVII, p. 593.
- CLUZET (J.), Loi d'excitation des nerfs par décharge de condensateurs, *Thèse Sciences*, Paris, 1905.
- COURTOIS (A.) et NÉOUSSIKINE (B.), Influence de l'alcool sur la chronaxie des muscles antagonistes chez l'homme, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 1342.
- COVACIU-ULMÉANU, Effort volontaire et chronaxie. Etude sur la modification de la chronaxie au cours de la préparation et après l'exécution du mouvement, *Thèse Sciences*, Paris, 1936.
- COVACIU-ULMÉANU et NÉOUSSIKINE (B.), Influence de l'entraînement sur la modification de la chronaxie au cours de l'exercice physique, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVIII, p. 1118.
- CREED (E. S.), DENNY-BROWN (D.), ECCLES (J. C.), LIDDELL (E. G. T.) et SHERRINGTON (C. S.), Reflex activity of the spinal cord, *Un vol.*, Oxford, 1932.

GREINER (M.), Erregungsgesetze des Nerven, *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, IX, 1929 et XVIII, 1932. Berlin, Julius Springer édit

D

DELHERM (L.) et FISCHGOLD (H.), Nouvelles conceptions en électro-diagnostic et leur influence thérapeutique, *Rapport au Congrès de Bruxelles*, 1935.

DELHERM (L.), MOREL-KAHN (H.) et BERNARD (J.), A propos de quelques questions actuelles en électro-radiologie, *Rev. Médic. franç.*, 1936, n° 4, p. 339.

DENISOFF (P.), Quelques expériences confirmant l'existence de la chronaxie de subordination, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 150.

DENNY-BROWN (D.), On the nature of postural reflexes, *Proc. Roy. Society*, 1929, CIV-B, p. 252.

DÉRIAUD (R.) et LAUGIER (H.), Action comparée du chlorhydrate de cocaïne et de la syncaïne sur l'excitabilité, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, LXXXV, p. 325.

DIEHL (F.), Ueber die Reizung sensibler Nerven nach Ausschaltung ihres peripheren Feldes, *Pflüg. Arch.*, 1930, CCXIV, p. 678.

DOROGAN (D.) et CAPRI (M.), Chronaxie et contraction musculaire dans la pellagre, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 449.

DRABOVITCH (W.) et CHAUCHARD (A. et B.), Réflexes conditionnés et chronaxie, *C. R. Acad. Sciences*, 1934, CXCVIII, p. 1718.

DRAGANESCO (St.), SAGER (O.) et KREINDLER (A.), Rigidité décérébrée dans un cas d'hydrocéphalie chez un enfant. Recherche sur l'excitabilité neuro-musculaire et labyrinthique, *L'Encéphale*, 1929, VII, p. 661.

DUBUISSON (M.), Contribution à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. Nouvelles recherches sur le rôle du plexus nerveux cardiaque. Chronaxie de subordination, *Arch. intern. de Physiol.*, 1931, XXXII, p. 416.

DUKES (H. H.), The irritability and chronaxie of the small bowel, *Proceed. Soc. experim. Biol. and Med.*, 1929, XXVII, p. 130.

DULIERE (W.) et HORTON (H. V.), The reversible loss of excitability in isolated amphibian voluntary muscle, *Journ. of Physiol.*, 1929, LXVII, p. 152.

E

ERVE (J. van de) et ERVE (J. M. van de), A simple time key for chronaxie, *Journ. of nerv. and ment. dis.*, 1932, LXXV, p. 34.

ESCALIER (A.) et FISCHGOLD (H.), Etude de la chronaxie dans la maladie de Paget, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 752.

ESPY (L.), Recherches sur le rôle de la vitamine A dans la valeur de la chronaxie motrice, *Thèse Médecine*, Marseille, 1936.

F

- FAURE-BEAULIEU (M.), BOURGUIGNON (G.) et CARD, Tétanie et myxœdème post-opératoire, *Bullet. et Mém. Soc. Méd. Hôpitaux Paris*, 1931, XLVII, p. 1462.
- FERRERI (G.) et MELDOLESI (G.), La cronassia del vestibulare nei vertiginosi, *Riv. otol.*, 1929, VI, p. 115.
- FISCHGOLD (H.) et BERNARD (J.), Mesure de la fatigue des centres réflexes médullaires, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 710.
- FISCHGOLD (H.), LEFEBVRE (J.) et BERNARD (J.), L'électrophysiologie du système nerveux autonome végétatif, *Paris Méd.*, 1936, XXVI, p. 165.
- FLORKIN (M.), Modifications, par voie réflexe, de la chronaxie de la musculature abdominale à la suite d'un traumatisme de l'estomac, *Arch. internat. de Physiologie*, 1928, XXX, p. 289.
- , Sur les substances qui provoquent des contractures musculaires, *Arch. internat. de Physiologie*, 1930, XXXII, p. 114.
- FOERSTER (Ö.), ALTENBURGER (H.) et KROLL (F. W.), Ueber die Beziehungen des vegetativen Nervensystems zur Sensibilität, *Zeitschr. für. die ges. Neurol. und Psych.*, 1929, CXXI, p. 139.
- FORBES (A.), SMITH (O. C.), LAMBERT (E. F.), CAVENESS (W. F.) et DERBYSHIRE (A. J.), The central inhibitory mechanism investigated by means of antidromic impulses, *Amer. Journ. of Physiol.*, 1933, CIII, p. 131.
- FRÉDÉRICQ (H.), Action des poisons modificateurs du rythme cardiaque sur la chronaxie du ventricule, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCII, p. 739 et 1926, XCV, p. 247.
- , Action des nerfs inhibiteurs sur la chronaxie cardiaque nerveuse et musculaire de *Limulus polyphemus*, *Bul. Acad. Roy. de Belgique*, 1927, p. 1047.
- , Action de la faradisation des portions proximales de la chaîne nerveuse ganglionnaire du homard sur la chronaxie des portions distales, *Bullet. Acad. Roy. de Belgique*, 1928, p. 600.
- , La chronaxie de la contraction paradoxale, *Arch. internat. de Physiologie*, 1928, XXX, p. 219.
- , Métachronoses ou changement de chronaxie d'origine centrale et d'origine périphérique observés dans les nerfs viscéraux inhibiteurs du cœur des Céphalopodes, *Arch. internat. de Physiol.*, 1932, XXXV, p. 214.
- , La chronaxie de subordination chez les invertébrés, *Arch. internat. de Physiol.*, 1932, XXXV, p. 229.
- FRÉDÉRICQ (H.) et FLORKIN (M.), Les variations saisonnières et expérimentales de la chronaxie des muscles lisses, *Arch. internat. de Physiol.*, 1927, XXVIII, p. 21.
- FRÖHLICH (F. W.), Nervenreize, *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, IX, Berlin, Julius Springer édit., 1929.
- FULTON (F. J.), Muscular contraction and the reflex control of movement, *Un vol.*, Baltimore and Londres, 1926.

- FULTON (F. J.), JACOBSEN et KENNARD, A note concerning the relation of the frontal lobes to posture and forced grasping in monkeys, *Brain*, 1932, LV, p. 524.
- FULTON (J. F.) et KELLER (A. D.), The sign of Babinski. A study of the evolution of cortical dominance in primates, *Un rol.*, Baillière édit., Londres, 1932.
- FUSARI (A.) et PENACCHIETTI (M.), Sul comportamento della cronassia nei muscoli trapiantati, *Bollet. della Societ. piemont. di chirurg.*, 1932, II, p. 4569.

G

- GALLINER (A.), Die Schwankungsbreite und die Normalwerte bei den Untersuchungen der motorischen Chronaxie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 261, et *Monatschr. für Psych. und Neurol.*, 1933, LXXXV, p. 28.
- GLASSER (H. S.) et GRAHAM (H. Tr.), Potentials produced in the spinal cord by stimulation of dorsal roots, *XIVe Cong. Internat. de Physiol.*, Rome, 1932.
- GAUDIN (O.), Action des pyrèthrine sur l'excitabilité neuro-musculaire et sur l'activité des centres modificateurs des chronaxies périphériques, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXI, p. 764.
- GEMELLI, L'abilità manuale, *Archiv. di Scienza biolog.*, 1930, XIV, p. 76.
- GERSUNI (G.), VOLOKHOV (A.) et ANDREEF (A.), Chronaxie de l'appareil auditif, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 933.
- GIUSTI (L.), Conséquences de la destruction des surrénales chez le crapaud (*Bufo marinus* (L.), Schmid) et la grenouille (*Leptodactylus ocellatus* (L.), Gir.), *C. R. Soc. Biologie*, 1921, LXXXV, p. 30.
- GROS (W.), Untersuchungen über die motorische Chronaxie bei vegetativen Neurosen und Morbus Basedow, *Deuts. Zeitsch. für Nervenheilk.*, 1932, CXXV, p. 192.
- GYÖRGY (P.) et STEIN (H.), Die Erregbarkeit des neuro-muskulären Apparates, *Klin. Wochenschr.*, 1928, VII, p. 2424.

H

- HAUPTFELD (R.), Le changement de la chronaxie du muscle cardiaque sous l'influence du nerf sympathique, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 769.
- HAYASI (K.) et RETTLER (G.), Ueber die Abhängigkeit der Zeiterregbarkeit des motorischen Nerven und Dehnungszustand seines Muskels, *Pflüg. Arch.*, 1935, CCXXXV, p. 50.
- HEGEMANN (F.), L'isochronisme entre les fibres atoniques d'un muscle et le nerf moteur, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXII, p. 1665.
- HOEFER (P.), Aktionsstrom, Refraktärphase und Chronaxie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 263.

- HOLOBUT (W. S.), Ueber den Einfluss des galvanischen Stromes auf die nervösen Subordinationseffekte, *Bullet. int. Acad. polon. des Sc. et Let., classe de méd.*, 1935, nos 1 et 2, p. 1.
- , Z badan mechanizmu subordynacji nerwowej, *Polsk. Gaz. lek.*, 1936, XV, p. 619.
- HORTON (H. V.), The reversible loss of excitability in isolated amphibian voluntary muscle. 2. A comparison of the inexcitable conditions obtained by different methods. Chronaxie and potassium diffusion, *Journ. of Physiol.*, 1930, LXX, p. 389.
- HOU (Chung Lien), Ueber die Veränderungen der Reizzeit. Spannungskurve durch Narkose, Kälte und Veratrin, *Pflüg. Arch.*, 1930, CCXXVI, p. 676.
- HURYNOWICZ (J.), Etude quantitative de l'action de la nicotine sur le système itératif, corde du tympan, glande sous-maxillaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 422.
- , Die iterativen Nerven im Lichte der Untersuchungen nach der Methode der Chronaxie, *Zentralbl. für Neurol.*, 1931, LX, p. 556.
- , Ueber die normale und pathologische Chronaxie der vaso-motorischen Nerven, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 273.

J

- JASPER (H. H.), A laboratory study of diagnostic indices of bilateral neuro-muscular organization in stutterers and normal speakers, *Psychological monogr.*, 1932, XLIII, no 4, p. 132, 164 et 167.
- , L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez la grenouille, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 376.
- , L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez les mammifères, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 702.
- , L'action des centres nerveux sur la fonction du temps dans l'excitabilité des nerfs moteurs du crabe, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXII, p. 230.
- , Recherches sur l'excitabilité et les caractères de la réponse dans le système neuro-musculaire des crustacés. Influence des centres ganglionnaires, *Thèse Sciences*, Paris, 1935.
- JASPER (H. H.) et BONVALLET (M.), La subordination chez le rat spinal, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 1186.
- , Rôle de l'écorce dans l'organisation asymétrique des chronaxies des nerfs symétriques chez les rats droitiers ou gauchers, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 991.
- JASPER (H. H.) et MONNIER (A. M.), Pseudo-chronaxies des systèmes neuro-musculaires des Crustacés, dues à des réponses rythmiques du nerf, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXII, p. 233.
- JOHANNES (Th.), Zur Bedeutung der Chronaxie in der inneren Medizin. I. Mitt. : Ernährung und Neuroregulation, *Deutsch. Arch. für klin. Med.*, 1932, CLXXII, p. 370.

- JOHANNES (Th.), II. Mitt. : Ueber ganzheitliche Funktionsabläufe im Nervensystem, *Deutsch. Arch. für klin. Med.*, 1932, CLXXII, p. 400.
- , Zur Bedeutung und Anwendung der Chronaxie, *Zeitsch. für klin. Med.*, 1936, CXXX, p. 25.
- JONG (H. de) et BOURGUIGNON (G.), Action de la bulbo-capnine sur la chronaxie chez l'homme normal, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 57.
- JUKOW (A.) et CHARITONOW (S. A.), An experiment on chronaximetry of defensive motor reflexes, *Ark. biologitch. Naouk.*, 1935, XXXVIII, p. 693.
- JUNGMANN (H.) et THIEL (R.), Ueber Chronaxieveränderungen an Nerven und Muskeln der Extremitäten des Menschen bei peripherer Kreislaufstörung, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1930, CXXIX, p. 647.
- K**
- KABACIK (M.), A chronaxia em fisiopatologia nervosa, *Arquiv. brasil. de Neur. e Psiq.*, 1935, XVIII, p. 293.
- KAJIWARA (S.), Recherches sur le mécanisme des troubles de la coordination nerveuse sous l'influence de l'alcool, *Thèse Sciences*, Paris, 1931.
- KLEITMANN (N.) et CHAUCHARD (A. et B.), Etude quantitative de l'excitabilité des nerfs moteurs de la pupille, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCII, p. 463.
- KLEYNTJENS (F.), Etude de l'action d'une volée d'influx antidromiques sur le processus de sommation centrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 1368.
- , Facilitation centrale par influx antidromiques, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXI, p. 1374.
- KNORRE (H. von), Klinische Erregbarkeitsstudien (Chronaxie), *Deutsch. Arch. für klin. Med.*, 1930, CLXVIII, p. 1.
- KRAMER (F.), Elektrische Untersuchungen bei Tetanie, *II^e Congr. Neurolog. Internat.*, Londres, 1935.
- KREEZER (G.), Changements dans l'excitabilité réflexe sous l'influence de diverses substances appliquées sur le thalamus, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 694.
- KREEZER (A.) et BRADWAY (K. P.), Relation between Binet mental age and motor chronaxia, *Arch. of Neur. and Psych.*, 1935, XXXV, p. 1149.
- KREINDLER (A.), Untersuchungen über die normale und pathologische Chronaxie des N. vestibularis, *Zeitschr. für die ges. Neurologie und Psych.*, 1932, CXXXVIII, p. 699.
- KREINDLER (A.) et BRECHER (I.), Die Chronaxie des pathologisch-veränderten optischen Systems, *Arch. für Ophthalmol.*, 1932, CXXIX, p. 250.
- KREINDLER (A.) et FAÇON (E.), Chronaxies dans la paraplégie spasmodique et leur modification par la rachianesthésie, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV, p. 271.
- KREINDLER (A.) et SCHACHTER (M.), Chronaximetrische Untersuchungen bei vererbten und familiären Erkrankungen des Nervensystems, *Arch. f. Psychiat. und Nervenkrank.*, 1933, XCIX, p. 683.

- KROLL (F. W.), Elektrotonische Erregbarkeitsveränderungen der cutaneen Sensibilität, *Zeitsch. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1929, CXXII, p. 625.
- , Elektrotonische Erregbarkeitsveränderungen des optischen Systems, *Zeits. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1930, CXXV, p. 134.
- , Schwellenuntersuchungen bei Läsionen der afferenten Leitungsbahnen, *Zeitsch. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1930, CXXVIII, p. 731.
- , Sensible Chronaxieuntersuchungen an Bleiarbeitern, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1932, CXLI, p. 141.
- KROLL (M.), Les phénomènes de la répercussion dans la Neuro-pathologie, *Arkiv. biologisch. Naouk*, 1935, XXXVIII, p. 35.
- KROLL (M.), MARKOW (D.) et KANTOR (N.), Ueber Muskeltonus und Chronaxie, *Der Nervenarzt.*, 1932, V, p. 8.
- KUPALOW (P. S.), Recherches sur les lois de sommation dans les réflexes médullaires ipsilatéraux, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, C, p. 1022.
- KURELLA (H. V.), Zur Theorie der « motorischen Chronaxie », *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 276.

L

- LAMBERT (F. F.), SKINNER (B. F.) et FORBES (A.), Some conditions affecting intensity and duration on thresholds in motor nerve, with reference to chronaxie of subordination, *Americ. Journ. of Physiol.*, 1934, CVI, p. 721.
- LANDECKER (H.), Die Beeinflussung der Chronaxie durch Ermüdung, Massage, und Wärmeanwendung, *Deutsch. Arch. für klin. Medizin*, 1931, CLXXII, p. 420.
- LANGWORTHY (O. R.), The area frontalis of the cerebral cortex of the cats, its minute structure, and physiological evidence of its control of the postural reflex, *Bullet. of the John Hopkins Hosp.*, 1928, XLII, p. 20.
- LAPICQUE (L.), Plan d'une théorie physique du fonctionnement du système nerveux. *C. R. Soc. Biologie*, 1907, LXIII, p. 787.
- , Principe pour une théorie du fonctionnement nerveux élémentaire, *Rev. gén. des Sciences pures et appliquées*, 1910, n° 3, p. 103.
- , Sur la théorie de l'addition latente, *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biolog.*, 1925, I, p. 132.
- , L'excitabilité en fonction du temps. La chronaxie, sa signification et sa mesure, *Un vol.*, Les Presses universitaires de France, Paris, 1926.
- , Les muscles, *Traité de Physiologie normale et pathologique*, VIII, p. 1, Masson, édit., Paris, 1929.
- , Physiologie générale du système nerveux, *Nouveau Traité de Psychologie de Georges Dumas*, I, p. 147, Alcan, édit., 1930.
- , Has the muscular substance a longer chronaxie than the nervous substance? *Journ. of Physiol.*, 1931, LXXIII, p. 189.
- , Sur un prétendu hétérochronisme neuro-musculaire signalé pour les muscles atoniques. *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 449.

- LAPIQUE (L.), Le « myone », muscle strié élémentaire; la grappe neuro-myo-nique, unité motrice, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 1279.
- , Neuro-muscular isochronism and chronological theory of curarization, *Journ. of Physiol.*, 1934, LXXXI, p. 413.
- , Excitants et paralysants dans le domaine du système nerveux autonome. Rapport au Congrès de Nancy de l'Association des physiologistes, *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.*, 1934, X, p. 555.
- , Causerie sur la chronaxie de subordination, *Revista de la Sociedad Argentina de Biología*, 1934, X (suplemento, pp. 291-301).
- , La chronaxie en biologie générale, *Biological Reviews*, 1935, X, p. 483.
- , Evolutions récentes des doctrines relatives au système nerveux, *Progrès de biologie contemporaine* (Biomedgiz, Moscou), 1935, IV, n° 4-5, p. 227.
- , Quelques progrès récents dans la connaissance du mécanisme nerveux, *XV^e Congrès international de Physiologie, Leningrad-Moscou, 1935* (Discours à la Séance plénière), 1935.
- , Sur l'appellation des chronaxies modifiées par action des centres nerveux, *C. R. Acad. des Sc.*, 1935, CCI, p. 573.
- , Sur la chronaxie de subordination chez les Crustacés, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 172.
- , Nouvelle hypothèse sur le rôle de l'acétylcholine dans la transmission de l'excitation au muscle strié, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 990.
- , Sur le rôle du nombre des fibres nerveuses dans la production du réflexe, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXIII, p. 484.
- LAPIQUE (L. et M.), Mesure analytique de l'excitabilité réflexe, *C. R. Soc. Biologie*, 1912, LXXII, p. 874.
- , Modifications de l'excitabilité musculaire par la fatigue, *C. R. Soc. Biologie*, 1919, LXXXII, p. 772.
- , Augmentation de la chronaxie du nerf par les solutions hypertoniques, *C. R. Soc. Biologie*, 1921, LXXXV, p. 210.
- , Modification du nerf moteur en relation avec le tonus d'origine cutané, *C. R. Soc. Biologie*, 1924, XC, p. 1338.
- , Modifications des chronaxies motrices par l'influence des centres supérieurs, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 1390.
- , La chronaxie de subordination, sa régulation réflexe, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 1947.
- , Action du curare sur la fatigue musculaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, CI, p. 915.
- , Chronaxie de l'innervation motrice du manteau chez le Calmar. Sa modification dans le ganglion étoile séparé des centres supérieurs, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, CII, p. 626.
- , Chronaxie de subordination et chronaxie de constitution, *XIII^e Cong. internat. de Physiologie*, Boston, 1929.
- , Action du sympathique sur la curarisation suivant le sens de l'hétérochronisme, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 393.
- , Action des nerfs sympathiques sur la chronaxie des muscles striés, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 875.

- LAPICQUE (L. et M.), Evidence, chez les Batraciens, de la chronaxie de subordination, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 744.
- , Relation entre la propriété sympathicolytique et l'action sur les chronaxies musculaires, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVII, p. 1043.
- , Connexion entre la subordination périphérique et l'excitabilité réflexe de la moelle, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 636.
- , Interprétation chronaxique du changement d'excitabilité médullaire commandé par le mésencéphale, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 859.
- LAPICQUE (L. et M.) et BONNET (V.), Modifications des chronaxies motrices périphériques par stimulation des fibres nerveuses centripètes, *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biolog.*, 1935, XI, p. 987.
- LAPICQUE (L.) et KAJIWARA (S.), Changements dans les chronaxies périphériques sous l'influence de l'alcool, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV, p. 632.
- LAPICQUE (M.), Recherches sur l'excitabilité de divers muscles de vertébrés et invertébrés, *Thèse Sciences*, Paris, 1903.
- , Action des centres encéphaliques sur la chronaxie des nerfs moteurs, *C. R. Soc. Biologie*, 1923, LXXXVIII, p. 46.
- , Influence du thalamus sur la chronaxie du nerf moteur, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV, p. 848.
- , Chronaxie de subordination chez un Invertébré. *C. R. Acad. Sciences*, 1934, CXIII, p. 1037.
- , Excitabilité du sympathique en tant que modificateur de la chronaxie musculaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CVII, p. 961.
- , Rôle des centres dans l'action périphérique de la strychnine, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CXI, p. 957.
- , Chronaxie de subordination chez la Tortue, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVII, p. 583.
- LAPICQUE (M.) et NATTAN-LARRIER (M.), Modifications de l'imbibition et de la chronaxie du muscle strié suivant les variations du pH, *C. R. Soc. Biologie*, 1926, XCV, p. 430.
- LAPICQUE (M.) et VAHL (F.), Influence des divers centres nerveux sur les chronaxies périphériques sensitive et motrice. Action de la caféine, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CVIII, p. 1136.
- LASHLEY (K. S.), Integrative functions of the cerebral cortex, *Physiol. Reviews*, 1933, XIII, p. 1.
- LAST (S. L.) et LAUBENTHAL (F.), Beitrag zur normalen und pathologischen Chronaxie des optischen Systems, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 278.
- LATMANISOWA (L. W.), UFLAND (J. M.) et SCHAMARINA (N.), Ueber Schwankungen der Muskelchronaxie bei der Arbeit, *Arbeitsphysiol.*, 1932, V, p. 681.
- LAUGIER (H.), Vitesse d'excitabilité et courants induits; méthodes nouvelles en électrodiagnostic, *Thèse Médecine*, Paris, 1913.
- , Electrotonus et excitation. Recherches sur l'excitation d'ouverture, *Thèse Sciences*, Paris, 1921.

- LAUGIER (H.), Die Chronaxie; Methoden und Technik, *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, V, 5-A., 1929.
- , Sur les variations inverses de la chronaxie et de la rhéobase au cours de diverses interventions expérimentales, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 1317.
- LAUGIER (H.) et LIBERSON (W.), Variations de la chronaxie des antagonistes dans la fatigue d'un mouvement volontaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVIII, p. 926.
- LAUGIER (H.), LIBERSON (W.) et NÉOUSSIKINE (B.), Variations de la chronaxie en fonction de la posture chez l'homme, *C. R. Acad. Sciences*, 1930, CXCI, p. 1079.
- LAUGIER (H.) et MAZOUÉ (H.), Réflexe croisé obtenu par excitation unique chez la grenouille non décérébrée et morphinée, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 227.
- LAUGIER (H.) et NÉOUSSIKINE (B.), Diffusion de l'excitation dans les centres nerveux; différences individuelles; rôle de la posture, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV, p. 437.
- , Modifications tardives de la chronaxie après le travail électriquement provoqué, *C. R. Acad. Sciences*, 1931, CXCH, p. 284.
- , Influence de la circulation sur les modifications tardives de la chronaxie après un travail électriquement provoqué, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIII, p. 1138.
- LEFEVRE (J.) et MINZ (B.), A propos du rôle d'un intermédiaire chimique dans la régulation chronaxique médullaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 1302.
- LE GRAND (A.) et AUJOLAT (L.), Action de la thyroïdectomie et de l'injection d'extrait thyroïdien sur la rhéobase et la chronaxie des préparations « sciatique-gastrocnémien » de *Rana temporaria*, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVIII, p. 1263.
- LEULIER (A.), BERNARD (A.) et RICHARD (A.), Potassium et chronaxie dans la dégénérescence expérimentale, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CXI, p. 848.
- LEWY (F. H.), Eine handliche Apparatur zur Chronaxie-Bestimmung, *Klin. Wochenschr.*, 1929, no 47, p. 814.
- , Die Chronaxie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 185.
- , Die Bedeutung der Chronaxie bei Diabetes und perniziöser Anämie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 269.
- LEWY (F. H.) et WEISZ (St.), Chronaxiestudien II-VI-I: Chronaxieuntersuchungen an Bleiarbeitern, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1929, CXX, p. 385.
- LIBERSON (W.), NÉOUSSIKINE (B.) et UHRY (P.), Modifications des chronaxies musculaires chez les cobayes présentant une paralysie diphtérique localisée, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXII, p. 756.
- LINKSZ (A.), Ueber Chronaxie (mit besonderer Berücksichtigung ihrer Bedeutung für das Auge), *Zentralbl. für die ges. Ophthm.*, 1933, XXIX, p. 401.
- LISI (L. de) et PINTUS (G.), Alterazioni della postura provocate nel gatto dalla separazione del cervello frontale, *Archiv. Gener. di Neurol., Psych. e Psicoanal.*, 1936, XVII, p. 5.
- LOOSLI (H.), NEERGAARD (K. von) et WALTHARD (K. M.), Ein einfacher Chronaxie-apparat mit automatischer Funktion, *Zeitschr. für die ges. experim. Med.*, 1931, LXXVII, p. 226.
- LULLIUS, Methode der elektrischen Reizung von Muskeln und Nerven, *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, V, 5-A., 1931.

M

- MACCO (G. di), La cronassia, *Riv. di Pat. sper.*, 1928, I, p. 235.
- MAGNUS (R. K.), Körperstellung, *Un vol.*, Julius Springer édit., Berlin, 1924.
- MAKAROW (P. O.), Dynamische Chronaxie, adäquate Chronaxie, Refraktivität und Labilität, *Ark. biologisch. Naouk*, 1933, XXXVIII, p. 93.
- MALAMUD (W.), LINDEMANN (E.) et JASPER (H. H.), Effects of alcohol on the chronaxie of the motor systems, *Arch. of Neurol. and Psych.*, 1933, XXIX, p. 790.
- MARINESCO (G.) et BOURGUIGNON (G.), Variations de la chronaxie et de l'attitude des membres sous l'influence de la scopolamine et de l'ésérine, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 207.
- MARINESCO (G.), GRIGORESCO (P.) et KREINDLER (A.), Dissociation entre la motilité volontaire et émotionnelle des muscles de la face dans un cas de parkinsonisme post-encéphalitique. Recherches chronaximétriques, *Journ. de Neurol. et de Psych. belge*, 1930, n° 10, p. 619.
- MARINESCO (G.) et KREINDLER (A.), Recherches chronaximétriques dans un cas de dystonie d'attitude, *Revue Neurol.*, 1930, I, n° 2, p. 273.
- , La chronaxie de quelques réflexes pathologiques, *Rev. Neurol.*, 1930, I, n° 2, p. 274.
- , Sur la chronaxie de constitution des muscles squelettiques de l'homme normal, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIV, p. 184.
- , Les modifications des chronaxies musculaires normales et pathologiques produites par des injections de novocaïne au point moteur du muscle, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 488.
- , Untersuchungen über die motorische Konstitution. *Arch. für Psych. und Nervenkrank.*, 1933, CI, p. 603.
- , Weitere Untersuchungen über die Chronaxie des Vestibulärapparates, *Arch. für Psych. und Nervenkrank.*, 1933, CIV, p. 284.
- , Le rôle de l'écorce cérébrale dans la détermination de l'excitabilité des nerfs végétatifs, *II^e Congr. Neurolog. Internat.*, Londres, 1935.
- MARINESCO (G.), KREINDLER (A.) et FAÇON (E.), Action de l'injection intra-rachidienne de novocaïne sur la rigidité parkinsonienne, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV, p. 916.
- , Zur Frage der cerebralen Muskelatrophie, *Arch. für Psych. und Nervenkrank.*, 1931, XCIII, p. 222.
- MARINESCO (G.), KREINDLER (A.) et JORDANESCO (C.), Chronaximetrische Untersuchungen über die Kontraktur nach peripherer Facialislähmung, *Deutsch. Zeitsch. für Nervenheilk.*, 1931, CXX, p. 87.
- MARINESCO (G.), LOBEL (A.), SAGER (O.) et KREINDLER (A.), Troubles endocriniens et végétatifs dans un cas de rétinite pigmentaire. Recherches chronaximétriques sur le mécanisme de l'héméralopie, *Rev. d'Oto-Neuro-Ophthalm.*, 1929, VII, p. 376.
- MARINESCO (G.), SAGER (O.) et KREINDLER (A.), Modifications de la chronaxie dans le tétanos, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1213.

- MARINESCO (G.), SAGER (O.) et KREINDLER (A.), Relation entre les modifications humo-
rales et les modifications de l'excitabilité après l'injection de scopolamine,
C. R. Soc. Biologie, 1927, XCVII, p. 1534.
- , Ueber Erregbarkeitsverminderung der Muskeln und Nerven im postencepha-
litischen Parkinsonismus, *Zeitschr. für klin. Medizin*, 1928, CVII, p. 544.
- , Etudes chronaximétriques dans le parkinsonisme post-encéphalitique, *C. R.
Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 1204 et 1322.
- , L'excitabilité neuro-musculaire dans la rigidité de décérébration. Résultats
expérimentaux. Mécanisme de cette rigidité, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, C, p. 171
et 174.
- , Variations des chronaxies musculaires avec l'état de tension du muscle dans
la contracture hémiplegique, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, C, p. 622.
- , Chronaximetrische und charakteristische Studien über die Enthirnungsstarre,
Pflüg. Arch., 1930, CCXXV, p. 313.
- , L'excitabilité neuro-musculaire dans le tabes, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CV,
p. 50.
- , Ueber eine neue Methode der Funktionsforschung des Zentralnervensystems :
Die Subordinationschronaxie in der Pathologie, *Arch. für Psych. und Nerven-
krank.*, 1930, XC, p. 517.
- , Les modifications de l'excitabilité périphérique à la suite de la décortication
unilatérale chez le chat, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 614.
- , Modifications des chronaxies neuro-musculaires à la suite de l'intoxication
bulbocapnique du chat dont on a enlevé l'écorce cérébrale, *Rev. Neurol.*,
1932, I, p. 472.
- , Chronaximetrische Studien an einseitig und beiderseitig dekortizierten Katzen,
Pflüg. Arch., 1932, CCXXX, p. 729.
- , Die Chronaxien des neuro-muskulären Komplexes nach Ausschaltung vers-
chiedenen Teile des Zentralnervensystems in chronischen Tierversuchen,
Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk., 1933, CXXX, p. 171.
- , Vergleichende Studien über die Chronaxien des Fasc. pyramidalis bei neuge-
borenen Katzen und Meerschweinchen, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*,
1933, CXXX, p. 176.
- MARKOW (D. A.), Chronaxiestudien IV. Chronaxieschwankungen bei Zustandsän-
derungen des gesunden Muskels, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*,
1929, CXX, p. 409.
- , Chronaximetrie in der Physiologie und Pathologie des sensibel-motorischen
Apparates beim Menschen, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX,
p. 153.
- MARSCHAK (M. A.). — Ueber den Einfluss von hoher Temperatur, Luftbewegung
und Strahlenenergie auf die sensorische, motorische und optische Chronaxie
beim Menschen, *Arch. biologisch. Naouk*, 1933, XXXVIII, p. 121.
- MARTINENGO (V.) et VISINTINI (F.), Le alterazioni della cronassia di subordinazione
nella malattia di Friedreich, *Giorn. di Psich. e di Neurop.*, 1934, no 4-2, p. 1.
- MASPES (P. E.) et VISINTINI (F.), Ricerche sulla interruzione sperimentale della sin-
drome catatonica. Studio cronassimetrico (I nota), *Giorn. della R. Acad. di
Medic. di Torino*, 1933, XCVI.
- MAYER (L. L.), Chronaxia and the eye, *Arch. of Ophtalm.*, 1935, XIII, p. 254.

- MAYERSOHN (D.), Etude sur la chronaxie vestibulaire appliquée à l'otologie, *Thèse Médecine*, Paris, 1933.
- MEYERS (L.), Galvanometric studies of the cerebellar function, *Journ. of the Americ. Medic. Ass.*, 1915, LXV, p. 1352.
- MAZOUÉ (H.), Variations de l'excitabilité médullaire sous l'influence de quelques agents physiques et chimiques, *Thèse Sciences*, Paris, 1930.
- , Mesure de l'excitabilité des nerfs moteurs de la pince chez l'Ecrevisse, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIV, p. 997.
- , Influence des sections sur l'excitabilité des systèmes neuro-musculaires de la pince et de la queue de l'Ecrevisse, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXV, p. 939.
- MINZ (B.), Sur la libération, par la moelle épinière, d'un corps du type de l'acétylcholine, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 1214.
- MOLDAVER (J.), La poliomyélite épidémique. Electropronostic et intervention électrothérapique, *Rev. belge des Sc. méd.*, 1933, V, p. 119.
- , Les modifications de la chronaxie dans l'ataxie locomotrice progressive, *Arch. d'électr. méd.*, 1933, n° 609, p. 341.
- , Les artérites oblitérantes, *Rev. Neurol.*, 1933, II, p. 992 et *L'Encéphale*, 1936, XXXI, p. 113.
- MOLLARET (P.), La maladie de Friedreich. Etude physio-clinique, *Thèse Médecine*, Paris, 1929.
- , Contribution à l'étude clinique et étiologique de l'hémiatrophie faciale progressive, *Rev. Neurol.*, 1932, II, p. 463.
- , Modifications des chronaxies des antagonistes sous l'influence de la posture locale et contralatérale chez le Chien, *C. R. Acad. Sciences*, 1934, CXIX, p. 92.
- , L'influence de la posture sur l'excitabilité neuro-musculaire, *Journ. de Physiol. et de Pathol. génér.*, 1935, XXXIII, p. 88.
- MOLLARET (P.), DARRÉ (H.) et LANDOWSKI (P.), La maladie de Roussy-Lévy n'est-elle qu'une forme fruste ou qu'une forme abortive de la maladie de Friedreich ? Intérêt des examens labyrinthique et chronaxique, *Rev. Neurol.*, 1933, II, n° 6, p. 782.
- MONNIER (A. M.), Etude expérimentale du mécanisme physico-chimique de la subordination nerveuse, *Thèse Sciences*, Paris, 1933 et *Arch. internat. de Physiol.*, 1933, XXXVII, p. 337.
- , L'excitation électrique des tissus. Essai d'interprétation physique. *Un vol.*, Hermann édit., Paris, 1934.
- MONNIER (A. M.) et GAUDIN (O.), Subordination chez la grenouille spinale sous l'effet des pyréthrine. Sa mise en évidence par les variations de polarisation. *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXII, p. 644.
- MONNIER (A. M.) et JASPER (H. H.), Relation entre la vitesse de propagation de l'influx nerveux et la chronaxie de subordination, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 286.
- , Recherches de la relation entre les potentiels d'action élémentaires et la chronaxie de subordination. Nouvelle démonstration du fonctionnement par tout ou rien de la fibre nerveuse, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 547.

- MONNIER (A. M.) et JASPER (H. H.), Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination, analogie avec l'électrotonus, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 549.
- , Action des centres sur les diverses caractéristiques de la fibre nerveuse. Analogie avec l'électrotonus, *C. R. Acad. Sciences*, 1932, CXCIV, p. 2240.
- MORIN (G.) et BOUCOMONT (J.), Modifications de la chronaxie dans le rachitisme expérimental du Rat, *C. R. Acad. Sciences*, 1931, CXCI, p. 509.
- MOSCHINI (A.), Influence exercée par la section du sciatique sur le phosphagène du gastrocnémien de la grenouille, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCIX, p. 1889.
- MOURIQUAND (G.), LEULIER (A.) et MORIN (G.), Sur l'interprétation des signes nerveux du bérubéri chez le pigeon, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXII, p. 485.
- MOURIQUAND (G.), MORIN (G.) et EDEL (H.), Bérubéri expérimental et chronaxie vestibulaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIX, p. 617.
- MÜLLER (H. R.), Beitrag zur Kenntniss der sensiblen Chronaxie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 282.
- MÜNCH (J.) et SCHRIEVER (H.), Die Zähne als Sinneswerkzeug, *Zeitschr. für Biol.*, 1934, XCI, p. 73.
- MUSKENS (L. I. J.), Das Supra-vestibuläre System, *Un vol.*, Amsterdam, 1934.

N

- NACHMANSON (D.), Sur la relation de la chronaxie musculaire avec la décomposition du phosphate de créatine, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, CI, p. 1086.
- NÉOUSSIKINE (B.), Contingences expérimentales et lois d'excitation neuro-musculaire, *Thèse Sciences*, Paris, 1936.
- NITZESCO (I. I.) et RUDÉANU (A.), Action de l'insuline sur les chronaxies motrices, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXVI, p. 472.
- NOYONS (A. K.) et VERRIJP (C. D.), Description d'un appareil pour mesurer la chronaxie, *C. R. Soc. Biologie*, 1924, XC, p. 948.

O

- OBRE (A.), Etude sur l'action curarisante de la scopolamine, *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, 1914, XVI, p. 655.
- , Action du butyl-éthyl-malonyl-urée sur l'excitabilité des centres nerveux, *C. R. Soc. Biologie*, 1929, C, p. 325.
- OLMSTED (J. M. D.), La chronaxie des nerfs et des muscles de la grenouille insulinisée, *Arch. internat. de Physiol.*, 1928, XXX, p. 202.

P

- PARHON (C. I.) et KREINDLER (A.), Recherches chronaximétriques chez les animaux thyro-parathyroïdectomisés, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVII, p. 398.
- PERAITA (M.), Sobre la cronaxia de los musculos gastrocnemius y tibialis anticus, *Arch. de Neurobiol.*, 1933, XV, p. 397.
- PERÉMY (G.), Chronaximetrische Untersuchungen bei Myasthenie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1932, CXXVII, p. 43.
- PETERSON (G. M.), Mechanism of handedness in the rat, *Comparative Psychol. Monogr.*, 1934, IX, n° 6.
- POLLAND (B.) et VITEK (J.), Untersuchung der Sehnerven mittels Kondensatorenerhebungen, *Zentralbl. für die ges. Ophthalm.*, 1927, XVIII, p. 156 et 637.

Q

- QUINCKE (H.), Die Summationsfähigkeit afferenter Erregungen im sensiblen System, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 283.
- QUINCKE (H.) et STEIN (J.), Chronaxie, *Ergebnisse der Physiologie*, 1932, XXXIV, p. 907.

R

- RADEMAKER (G. G. J.), Das Stehen. *Un vol.*, Julius Springer, Berlin, édit., 1931.
- , Réactions labyrinthiques et équilibre. L'ataxie labyrinthique, *Un vol.*, Masson, édit., Paris, 1933.
- REGNIER (J.), SANTENOISE (D.), VARÉ (P.) et VERDIER (H.), Mise en évidence dans la glande thyroïde, le sang veineux thyroïdien et le sang carotidien d'un pouvoir d'abaissement de la chronaxie du gyrus sigmoïde, *Bullet. de l'Acad. Médecine*, 1928, XCIX, p. 294.
- REMERS (H.), Ueber den Einfluss des Insulins auf die motorische Chronaxie des Kaninchens, *Klin. Wochenschr.*, 1936, XV, p. 199.
- RESCU (N.), Die Chronaxie des peripheren Nerven in Chloroformnarkose, *Naunyn Schmiedebergs Arch. für experiment. Pathol. und Pharmak.*, 1931, CLXI, p. 732.
- RICHARD (A.), Etude électro-physiologique des accidents nerveux dus à l'anémie cérébrale expérimentale, *C. R. Soc. Biologie*, 1936, CXXIII, p. 787.
- RICHARD (A.) et TIFFENEAU (R.), Sur le mécanisme de l'inhibition neuro-musculaire d'origine cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXX, p. 1072.

- RIZZOLO (A.). La chronaxie de l'écorce cérébrale après ligature des deux artères carotides et des deux artères vertébrales et après des saignées répétées chez le Chien, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVI, p. 1209.
- , La chronaxie de quelques points moteurs de l'écorce cérébrale grise ou de l'écorce cérébrale blanche chez le Chien, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 53.
- , Chronaxie de la moelle épinière avant et après section complète de la moelle, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1071.
- , Effet de la cocaïne, de la morphine et de la nicotine sur l'excitabilité de la moelle épinière, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1073.
- , L'effet de la nicotine sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1330.
- , L'écorce cérébrale grise répond-elle à l'excitation électrique? *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1375.
- , Influence de l'échauffement d'un membre sur l'excitabilité du point moteur cortical correspondant, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1607.
- , Effet de l'excitation électrique de la peau sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1927, XCVII, p. 1608.
- , L'effet de la nicotine sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 132.
- , Influence de l'excitation du nerf pneumogastrique sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 668.
- , L'effet de la caféine et de la théine sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 670.
- , L'effet de la saponine et de la strophanthine sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 939.
- , Influence des successions d'obscurité et d'éclairement sur la chronaxie du point moteur du clignement, *C. R. Soc. Biologie*, 1928, XCVIII, p. 1201.
- , Etudes expérimentales sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale du Chien, *Thèse Sciences*, Paris, 1928.
- , Electrical stimulation of a lateral lobe of the cerebellum in relation to the excitability of the cerebral cortex, *Archiv. de Fisiologia*, 1930, XXIX, p. 219.
- , The excitability of the corona radiata before and after stimulation of peripheral region, *Archiv. di Farmacol. speriment.*, 1930, L, p. 219, 223 et 251.
- , The effect of auditory stimulation and its partial elimination, *Archiv. di Scienc. biolog.*, 1931, XVI, p. 41.
- RIZZOLO (A.) et CHAUCHARD (A. et B.). Mesures des modifications de l'excitabilité de l'écorce cérébrale sous l'influence de la cocaïne, en applications sur l'œil, *C. R. Soc. Biologie*, 1926, XCV, p. 559.
- , Action de la cocaïne sur les centres corticaux. Etude quantitative, *C. R. Soc. Biologie*, 1926, XCV, p. 605.
- , Etude quantitative de l'action de la morphine sur l'écorce cérébrale, *C. R. Acad. Sciences*, 1926, CLXXXIII, p. 148.
- ROSENBERG (H.) et SAGER (O.). Ueber den Einfluss höherer Zentren auf die Leitungsgeschwindigkeit des peripheren Nerven, *Pflüg. Arch.*, 1931, CCXXVIII, p. 423.
- RUDÉANU (A.). Modifications des chronaxies motrices périphériques sous l'influence du chlorure d'éthyle en anesthésie générale. Relation avec la coordination des mouvements, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 407.

- RUDÉANU (A.), Contribution à l'étude expérimentale de la chronaxie de subordination. Relation avec la coordination des mouvements, *Thèse Sciences*, Paris, 1933.
- , Rôle des canaux semi-circulaires dans la coordination des mouvements, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIX, p. 497.
- , Variation des chronaxies chez la grenouille spinale à la suite de stimulations périphériques, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXX, p. 969.
- RUDÉANU (A.) et BONVALLET (M.), Action de la scopolamine sur les chronaxies motrices périphériques. Relation avec la coordination des mouvements, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 1193.
- , Chronaxies motrices périphériques des antagonistes dans la rigidité de décérébration, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CX, p. 750.
- , Influence de la posture sur les chronaxies motrices des antagonistes, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CXI, p. 960.
- , Rôle du cervelet dans la régulation des chronaxies motrices périphériques. Relation avec la coordination, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CXI, p. 962.
- RUFFIN (H.), Chronaximetrische Untersuchungen der sensiblen und optischen Apparates (an Gesunden, Ermüdeten, Alkoholikern und Schizophrenen), *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1932, CXL, p. 641.

S

- SABOUL (R.) et BONNET (V.), Modifications de l'excitabilité médullaire sous l'influence de certaines excitations périphériques, *Ann. de physiol. et de physicochim. biol.*, 1934, X, p. 867.
- SAGER (O.) et KREINDLER (A.), Chronaximetrische Studien über den Einfluss der tonischen Hals- und Labyrinthreflexe auf die Mitbewegungen des Hemiplegikers, *Deuts. Zeitschr. f. Nervenheilk.*, 1932, CCXIV, p. 215.
- , L'excitabilité neuro-musculaire chez des chiens décérébellés, *Cong. Bucarest*, 1936, p. 16.
- , Recherches sur la réflectivité de la moelle épinière chez les animaux sans cervelet, *Cong. Bucarest* 1936, p. 17.
- SANTENOISE (D.), VARÉ (P.) et VIDACOVITCH (M.), Différences d'action sur l'excitabilité cérébrale d'un nouvel extrait thyroïdien et de la thyroxine, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 603.
- SCHERMANN (L. G.), Der Einfluss von geistiger Arbeit auf die Muskelchronaxie, *Arbeitsphysiologie*, 1935, VIII, p. 446.
- SCHRIEVER (H.), Untersuchungen über die elektrische Erregbarkeit der Sinnesnerven.
- I. Mitt. : Die Einheit der Reizgesetze, *Zeitschr. für Biol.*, 1930, XC, p. 346.
- , II. Mitt. : Der Zeit- und Stärkebedarf, *Zeitschr. für Biol.*, 1930, XC, p. 383.
- , III. Mitt. : Zur Frage eines « Isochronismus » zwischen sensiblen und motorischen Nerven, *Zeitschr. für Biol.*, 1930, XC, p. 426.
- , Variations des réflexes médullaires avec la température de différentes régions de l'axe cérébro-spinal, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIV, p. 522.
- , Variations des réflexes médullaires après ablation des différentes régions de l'encéphale, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIV, p. 912.

- SCHRIEVER (H.), Variations des réflexes médullaires sous l'influence des centres supérieurs, après sections partielles de la moëlle et section bilatérale de la chaîne sympathique, *C. R. Soc. Biologie*, 1933, CXIV, p. 1085.
- , Ueber den Einfluss übergeordneter Zentren auf die Summation in Rückenmark. — 1. Mitteil. : Ergebnisse bei verschiedener Temperierung einzelner Abschnitte des Zentralnervensystems, *Zeitsch. f. Biol.*, 1933, XCIV, p. 285.
- , Ueber den Einfluss übergeordneter Zentren auf die Summation in Rückenmark. — 2. Mitteil. : Ergebnisse bei stückweise Abtragung des Gehirns sowie partieller Rückenmark- und Grenzstrangdurchschneidung, *Zeitsch. f. Biol.*, 1934, XCV, p. 105.
- , Variations des réflexes médullaires après excitations électriques du mésencéphale, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXV, p. 40.
- SCHRIEVER (H.) et PERSCHMANN (G.), Les effets de la picrotoxine sur l'excitabilité réflexe médullaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 623.
- , Antagonisme de la picrotoxine et de certains narcotiques, *C. R. Soc. Biologie*, 1935, CXX, p. 974.
- , Ueber die Wirkungsweise des Pikrotoxins, *Pflüg. Arch.*, 1935, CCXXXVI, p. 497.
- SHERRINGTON (Sir C. S.), Decerebrate rigidity, and reflex coordination of movements, *The Journ. of Physiol.*, 1897-1898, XXII, p. 319.
- , The integrative Action of the Nervous Systems, *Un vol.*, Londres, 1908.
- SCHUKOW (A. P.) et CHARITONOW (S. A.), Chronaxie der Muskeln beim Kaltblock am Centralnervensystem, *Ark. biologisch. Naouk*, 1935, XXXVIII, p. 137.
- SIEMS (H.), Chronaximetrische Untersuchungen über die Wirkung des Novocains auf den quergestreiften Skelettmuskel, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 287.
- , Ueber die Chronaxie des Nervens und des Muskels bei der Entartungsreaktion, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1934, CXXXIV, p. 82.
- SPiegel (E.) et WORMS (R.), Experimentalstudien am Nervensystem. VIII. Mitt. : Reflexstudien an deebrierten Tieren, *Pflüg. Arch.*, 1927, CCXVI, p. 432.
- STEIN, Untersuchungen über die Chronaxie des Muskels, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1927, C, p. 203.
- , Ueber Untersuchungen in der Neurologie, *Der Nervenarzt*, 1928, I, p. 356.
- , Untersuchungen über die Chronaxie der Sensibilität, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1927, C, p. 221.
- , Die Chronaxie des vegetativen Nervensystems, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 247.
- , Chronaxie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 288.
- STEIN (J.) et WEIZSÄCKER (V. von), Zur Pathologie der Sensibilität, *Ergebnisse der Physiologie*, 1928, XXVII, p. 657.
- SUZUKI (I.), Ueber die Chronaxie des sekretorischen-Hautnerven im Froschischia-
dicus, *Zeitschr. für Biol.*, 1935, XCVI, p. 608.

T

- TARNAUCEANU (M.), Etude sur les modifications de la chronaxie neuro-musculaire par refroidissement d'un membre chez l'homme normal, *Thèse Médecine*, Paris, 1929.
- TAWAST-RAUCKEN (S.), Ueber zentral nervöse Einflüsse auf die Reizbarkeitsparameter des Frosh-Nerven-Muskels, *Acta Soc. Med. Fen. « duodecim »*, 1933, XVI, f. 2.
- TOULOUSE (E.), d'HEUCQUEVILLE (G.) et NÉOUSSIKINE (B.), Emotivité et chronaxie de subordination, *Année psychol.*, 1931, XXXII, p. 197.
- TOURNAY (A.), Physiologie spéciale du système nerveux, in *Nouveau Traité de Psychologie* de G. Dumas, Alcan édit., Paris, 1930.
- TRABITZSCH (W.), Ueber die periphere Muskeleregbarkeit während Hell- und Dunkeladaptation, *Zeitschr. für Sinnesphysiol.*, 1930, LXI, p. 148.
- TSUJI RYOKICHI, Ueber den Einfluss der Sympathicusreizung auf die Erregbarkeit sensibler Ischiadicusfasern der Katze, *Pflüg. Arch.*, 1931, CCXXVIII, p. 434.
- TURBALA (W. D.) et MAGNIZKI (A. P.), Ueber die Wirkung hoher Temperatur auf die Veränderungen der Muskelchronaxie beim Menschen unter dem Einfluss der Arbeit bei verschiedenartiger Ernährung, *Arkhh. biologitch. Naouk*, 1933, XXXVIII, p. 261.

U

- UFLAND (J.) et LATMANISOWA (L. W.), Einfluss der Arbeit auf die Chronaxie des Nervenmuskelapparates des Menschen, *Arbeitsphysiologie*, 1930, III, p. 360.
- UFLAND (J.) et WUHL (I.), De l'influence du travail intellectuel sur la chronaxie motrice et sensorielle, *Le Travail Humain*, 1935, III, p. 153.

V

- VAHL (F.), Action de la caféine sur le temps de sommation du réflexe médullaire, *C. R. Soc. Biologie*, 1932, CIX, p. 277.
- VARÉ (G. et P.), VERDIER (H.) et VIDACOVITCH (M.), Influence de l'alcool sur la chronaxie des centres psycho-moteurs, *C. R. Soc. Biologie*, 1930, CIII, p. 1255.
- VEIL (C.), Différenciation structurale, chronaxies de constitution et de subordination des fléchisseurs et des extenseurs des pattes de la Crevette grise, *C. R. Soc. Biologie*, 1934, CXV, p. 845.
- VERRILF (C. D.), L'excitabilité électrique de l'œil humain, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCII, p. 742.

- VERRIJP (C. D.), Influence de l'adaptation à l'obscurité sur l'excitabilité électrique de l'œil humain, *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCIII, p. 55.
- VERSTEEGH, Der Einfluss des Alkohols auf die Stellreflexe, *Acta oto-laryngologica*, 1932, IV, p. 394.
- VERZAR (F.) et WEISS (P.), Untersuchungen über das Phänomen der identischen Bewegungsfunktion mehrfacher benachbarter Extremitäten. Ziegleich : Direkte Vorführung von Eigenreflexen, *Pflüg. Arch.*, 1930, CCXXIII, p. 671.
- VISINTINI (F.), La cronassia di subordinazione, *Riv. di Patol. nerv. e ment.*, 1934, XLIII, p. 1096.
- VIZIANO (A.), Sul comportamento della cronassia dopo un lavoro estenuante, *Rasseg. di Medic. applic. al lav. industr.*, 1933, IV, p. 125.
- VEGEL (P.), Beiträge zur Physiologie des vestibulären Systems beim Menschen, *Pflüg. Arch.*, 1932, CCXXV, p. 16.

W

- WAELE (H. de), Action de l'acidose et de l'alcalose sur la chronaxie des muscles squelettiques et cardiaques, *Arch. internat. de Physiol.*, 1926, XXVI, p. 97 et *C. R. Soc. Biologie*, 1925, XCIII, p. 1038.
- WALTHARD (K. M.) et JECKLIN (P.), Beitrag zur Untersuchung der normalen Muskelchronaxie des Menschen, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1932, CXXV, p. 167.
- WALTHARD (K. M.) et SPÖRRI (H.), Ueber die Beeinflussung der sensiblen Chronaxie durch Lichtstrahlen verschiedener Wellenlängen, *Zeits. physik. Ther.*, 1932, XLII, p. 212.
- WALTHARD (K. M.) et WEBER (V.), Zur Chronaximetrie der normalen Hautsensibilität des Menschen, *Zeitsch. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1932, CXL, p. 67.
- WECHSLER (D.) et FREEMAN (R. G.), Chronaxia : Methodology and normal variation : thirty cases in children, *Arch. of Neurol. and Psych.*, 1929, XXII, p. 558.
- WEDENSKY (N.), Des relations entre les processus rythmiques et l'activité fonctionnelle de l'appareil neuro-musculaire excité, *Arch. de Physiol. norm. et pathol. de Brown-Séguard*, 1892, XXIV, p. 50.
- WEIL (H.), Die Chronaxie der cerebral-atrophischen Muskeln ; ein Beitrag zur Deutung der Entartungsreaktion, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1930, CXII, p. 177.
- WEISS (P.), Erregungsspezifität und Erregungsresonanz, *Ergebnisse der Biol.*, 1928, III, p. 4.
- WEISZ (St.), Chronaxiestudien III. Das Verhalten der Chronaxie bei experimenteller Bleischädigung, *Zeits. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1929, CXX, p. 403.
- , Chronaxiestudien V. Ueber Chronaxie der tonischen Reflexe, *Zeits. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1929, CXX, p. 413.

- , Chronaxiometrische Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Gewerbegifte, *Deuts. mediz. Wochenschr.*, 1929, LV, n° 49, p. 782.
- , Ueber die vegetative Innervation des quergestreiften Muskels, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1930, CXIII, p. 236.
- , Ueber die vegetative Innervation des quergestreiften Muskels. II. Mitt. : Adrenalinwirkung bei der peripheren Muskeldystrophie, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1931, CXXI, p. 34.
- , Experimentelle Chronaxieuntersuchungen über die Funktion des motorischen Endapparates, *Deutsch. Zeitschr. für Nervenheilk.*, 1933, CXXIX, p. 289.
- WINTERSTEIN (C. E.), Chronaxie und Summationsvermögen, *Zeitschr. für die ges. Neurol. und Psych.*, 1933, CXLVIII, p. 228.
- WODON (J. L.), Action de l'administration intraveineuse des sels calciques et magnésiens sur l'excitabilité neuro-musculaire périphérique chez le mammifère, *C. R. Soc. Biologie*, 1931, CVI, p. 462.
- WOOLSEY (C. N.), Postural relations of the frontal and motor cortex of the dog, *Brain*, 1933, LVI, p. 353.

Z

- ZELDENRUST (E. L. K.), Ueber die Chronaxie des Lichtreflexes der Pupille. *Arch. für Augenheilk.*, 1931, CIV, p. 585.
- ZELIONY (G. P.), Observations sur des chiens auxquels on a enlevé les hémisphères cérébraux, *C. R. Soc. Biologie*, 1913, LXXIV, p. 707.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.	4
<i>PREMIÈRE PARTIE.</i>	
<i>LA NOTION DE CHRONAXIE</i>	7
<i>Chapitre I. — GENÈSE DE LA NOTION DE CHRONAXIE</i>	9
L'erreur de Du Bois-Reymond.	10
Loi de Hoorweg, chez l'homme, avec les condensateurs	12
Loi de George Weiss, sur nerfs dénudés d'animaux, avec le courant continu	13
Travaux de L. et M. Lapicque	14
<i>Chapitre II. — PRATIQUE DE LA MESURE DE LA CHRONAXIE.</i>	19
Techniques employant le courant continu	19
Technique employant les décharges de condensateur	21
<i>Chapitre III. — PREMIÈRES LOIS GÉNÉRALES ACQUISES PAR L. ET M. LAPICQUE SUR LES MOTO-NEURONES ANIMAUX (MESURES DIRECTES).</i>	23
L'isochronisme neuro-musculaire. Interprétation de l'action du curare.	23
<i>Chapitre IV. — PREMIÈRES LOIS GÉNÉRALES ACQUISES PAR G. BOURGUIGNON SUR LES MOTO-NEURONES HUMAINS (MESURES PERCUTANÉES).</i>	34
<i>Chapitre V. — NOUVELLES ACQUISITIONS DIVERSES.</i>	42
Chronaxie du faisceau pyramidal	42
Chronaxie sensitives	44
Les réflexes élémentaires à l'état normal	47
<i>Chapitre VI. — CHRONAXIE DES NEURONES CENTRAUX ET DES NEURONES VÉGÉTATIFS</i>	52
<i>Chapitre VII. — CHRONAXIES SENSORIELLES</i>	62
Chronaxies optiques	62
Chronaxies labyrinthiques	65
Chronaxie auditive	68
Chronaxies gustatives	69
PREMIER BILAN	71

TABLE DES MATIÈRES

DEUXIÈME PARTIE

LA NOTION DE SUBORDINATION

73

<i>Chapitre I. — GENÈSE DE LA NOTION DE SUBORDINATION</i>	75
Note princeps de L. Lapique (1923)	75
Quelques lueurs antérieures	76
Théorie physique de M. Lapique	76
L'action des centres de G. Bourguignon	77
Le signe de Babinski	77
Les répercussions de G. Bourguignon	84
Quelques lueurs postérieures	85
<i>Chapitre II. — ISOLEMENT DÉFINITIF DE LA NOTION DE SUBORDINATION.</i>	88
<i>Chapitre III. — EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION AUX NEURONES</i>	
MOTEURS PÉRIPHÉRIQUES DE DIFFÉRENTES CATÉGORIES D'ANIMAUX.	95
Travaux sur les mollusques de L. et M. Lapique.	95
Travaux sur la tortue de M. Lapique	96
Travaux sur les sélaciens de A. B. et P. Chauchard	97
Travaux sur les crustacés	98
<i>Chapitre IV. — EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION A DES NEURONES</i>	
AUTRES QUE LES NEURONES MOTEURS PÉRIPHÉRIQUES.	102
Subordination dans les neurones centraux	102
Subordination dans les neurones végétatifs	105
<i>Chapitre V. — EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION AUX AGRESSIONS</i>	
TOXIQUES	107
<i>Chapitre VI. — EXTENSION DE LA NOTION DE SUBORDINATION AUX AGRESSIONS</i>	
INFECTIEUSES	117
Poliomyélite expérimentale du singe	118
Première série d'inoculations. Injection intracérébrale	120
Inoculation intrapéritonéale médiane haute	124
Fièvre jaune expérimentale du <i>macacus rhesus</i> . Non-influence de l'hyperthermie sur la subordination	131
DEUXIÈME BILAN.	133

TROISIÈME PARTIE

MODALITÉS DE LA SUBORDINATION	
AU NIVEAU DES DIFFÉRENTS ETAGES DU SYSTÈME NERVEUX	130

A. — SYSTÈME CÉRÉBRO-SPINAL

<i>Chapitre I. — TÉLENCÉPHALE ET SUBORDINATION</i>	137
<i>Recherches chez l'animal</i>	138

TABLE DES MATIÈRES

Subordination sur le télencéphale	438
Subordination par le télencéphale	442
<i>Recherches chez l'homme</i>	450
Chapitre II. — DIENCÉPHALE. NOYAUX GRIS CENTRAUX ET SUBORDINATION	458
<i>Recherches chez l'animal</i>	459
Expériences chez la grenouille	459
Travaux de H. Schriever	461
Synthèse de L. et M. Lapicque	463
Expériences chez le chat	470
Expériences chez le chien	472
Expériences chez les sélagiens	473
<i>Recherches chez l'homme</i>	474
Syndromes thalamiques	474
Syndromes extra-pyramidaux	476
Dystonies d'attitude	479
Le Sommeil	481
Chapitre III. — TRONC CÉRÉBRAL ET SUBORDINATION	483
Chapitre IV. — MOELLE ÉPINIÈRE ET SUBORDINATION	484
<i>Recherches chez l'animal</i>	484
Subordination sur la moelle épinière	484
Subordination par la moelle épinière	486
Potentialité d'un pouvoir de subordination chez l'animal spi- nal	487
<i>Recherches chez l'homme</i>	490
Chapitre V. — SYSTÈME CÉRÉBELLEUX ET SUBORDINATION	498
<i>Recherches chez l'animal</i>	498
<i>Recherches chez l'homme</i>	201
Chapitre VI. — SYSTÈME LABYRINTHIQUE ET SUBORDINATION	205
<i>Recherches chez l'animal</i>	205
<i>Recherches chez l'homme</i>	207
<i>Réflexes toniques profonds du cou</i>	210
Chapitre VII. — VISION ET SUBORDINATION	212
Subordination par la vision	212
Recherches chez l'animal	212
Recherches chez l'homme	218
Subordination sur la vision	220
Chapitre VIII. — SENSIBILITÉS CUTANÉES ET SUBORDINATION	225
Subordination par les sensibilités cutanées	225
Recherches chez l'animal	225
Recherches chez l'homme	231
Subordination sur les sensibilités cutanées	232
Action des lésions des différents étages	233
Chapitre IX. — NEURONE MOTEUR PÉRIPHÉRIQUE ET SUBORDINATION	239
Altérations pathologiques des neurones moteurs périphériques	239
Retentissement expérimental de la lésion d'un nerf moteur	242
Prévalence entre subordination centrale et périphérique	244

TABLE DES MATIÈRES

<i>Chapitre X. — MUSCLE STRIÉ ET SUBORDINATION</i>	248
Le muscle dans la dégénérescence wallérienne.	249
Affections musculaires dites primitives	252
 B. — SYSTÈME VÉGÉTATIF	
REMARQUES PRÉLIMINAIRES	256
<i>Chapitre XI. — SUBORDINATION ENTRE SYSTÈME VÉGÉTATIF ET NEURONE SENSITIF PÉRIPHÉRIQUE</i>	259
<i>Chapitre XII. — SUBORDINATION ENTRE SYSTÈME VÉGÉTATIF ET NEURONE MOTEUR PÉRIPHÉRIQUE</i>	270
<i>Chapitre XIII. — SUBORDINATION ET FACTEURS HUMORAUX.</i>	291
Influence de l'équilibre acido-basique.	291
Subordination au système végétatif de l'influence de l'équilibre acido-basique	296
Influence de certains facteurs de nutrition	301
<i>Chapitre XIV. — SUBORDINATION ET SÉCRÉTIONS INTERNES.</i>	304
Syndromes parathyroïdiens	304
Syndromes d'insuffisance parathyroïdienne	304
Syndromes d'hyperparathyroïdie.	307
Syndromes thyroïdiens	308
Syndromes d'insuffisance surrénale	310
<i>Chapitre XV. — SUBORDINATION ET VARIATIONS CIRCULATOIRES PÉRIPHÉRIQUES</i> .	312
 C. — INTERPRÉTATION PHYSICO-CHIMIQUE DE LA SUBORDINATION NERVEUSE	
<i>Chapitre XVI. — CONCEPTION ÉLECTROTONIQUE DE A. M. MONNIER ET H. H. JASPER. INHIBITION ET FACILITATION.</i>	318
<i>Chapitre XVII. — SUBORDINATION ET NOTION DES TRANSMETTEURS CHIMIQUES DE L'EXCITATION</i>	328
Système végétatif.	329
Système cérébro-spinal	332
TROISIÈME BILAN.	339

QUATRIÈME PARTIE

<i>SUBORDINATION ET POSTURE</i>	341
<i>Chapitre I. — GENÈSE DE LA NOTION DE MÉTACHRONOSE DE SUBORDINATION PAR INFLUENCE POSTURALE CHEZ L'ANIMAL</i>	343
Expérience princeps de L. et M. Lapique chez la grenouille	343
Travaux de A. Rudéanu et M. Bonvallet chez le pigeon	346

TABLE DES MATIÈRES

<i>Chapitre II. — RECHERCHES CHEZ L'HOMME DE MODIFICATIONS CHRONAXIQUES</i>	
SOUS L'INFLUENCE DE LA POSTURE.	349
Documents pathologiques	349
Syndromes parkinsoniens	349
Hémiplégie	350
Inversion posturale du signe de Babinski	351
Recherches chez l'homme normal.	355
Négation de G. Bourguignon	356
Affirmations contraires.	357
<i>Chapitre III. — PREMIÈRE SÉRIE DE RECHERCHES PERSONNELLES CHEZ LE CHIEN.</i>	
VARIATIONS CHRONAXIQUES PAR CHANGEMENT DE POSITION D'UN SEGMENT DE MEMBRE.	363
Technique expérimentale. Précautions générales	365
Inversion chronaxique des antagonistes par modifications de la posture locale	366
Disparition du phénomène sous l'influence des modifications de l'état des centres nerveux	368
Annexe (Détail des autres expériences de cette catégorie).	371
<i>Chapitre IV. — DEUXIÈME SÉRIE DE RECHERCHES PERSONNELLES CHEZ LE CHIEN.</i>	
VARIATIONS CHRONAXIQUES PAR CHANGEMENT DE POSITION SPATIALE DU CORPS ENTIER.	374
Mesures sur le membre antérieur au contact du plateau	377
Même expérience sur le membre antérieur non au contact du plateau.	378
Mesures sur un membre antérieur, mais dans les deux positions verticales.	378
Mesures sur le membre postérieur au contact du plateau.	380
Mesures sur le membre postérieur opposé au plateau	381
<i>Chapitre V. — DERNIÈRES OBJECTIONS ET EXPÉRIENCE CRUCIALE. PREMIÈRES CONFIRMATIONS</i>	
Expérience cruciale. Inversion chronaxique par modification posturale contralatérale	388
Premières confirmations.	391
Confirmation de A. et B. Chauchard et W. Drabovitch (1935)	391
Constataction nouvelle de G. Bourguignon	392
<i>Chapitre VI. — DERNIÈRE CONFIRMATION IMPRÉVUE. VALEUR SYMBOLIQUE DIFFÉRENTE DES PATTES ANTÉRIEURES ET POSTÉRIEURES</i>	
Valeur symbolique différente des pattes antérieures et postérieures.	401
BIBLIOGRAPHIE	405

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

*Progrès récents réalisés
dans l'histophysiologie du tissu nerveux.*

Vu et approuvé :

Paris, le 14 décembre 1936,

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

S. CHARLÉTY.

SORTI DES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE BARNÉOUD
A LAVAL (FRANCE).

